

AST

E



S



IB



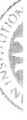
S



IB



LS



I



ST



I







# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam – W. HERRE, Kiel –  
K. HERTER, Berlin – H.-G. KLÖS, Berlin – B. LANZA,  
Florenz – T. C. S. MORRISON-SCOTT, London –  
H. NACHTSHEIM, Berlin – D. STARCK, Frankfurt a. M. –  
E. THENIUS, Wien – W. VERHEYEN, Antwerpen

Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · 1970

Mit 216 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

LANDWIRTSCHAFT · VETERINÄRMEDIZIN · GARTENBAU · FORSTWESEN · JAGD UND FISCHEREI

HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

# INHALT

## I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

DUBOST, G.: Die Umwandlung von Hinterfußkrallen zu Putzorganen bei Säugetieren ..	56
DULIĆ, B.: Ökologische Beobachtungen der Fledermäuse der Adriatischen Inseln .. ..	45
EISENTRAUT, M.: Die Verbreitung der Muriden-Gattung <i>Praomys</i> auf Fernando Poo und in West-Kamerun .. .. .	1
EISENTRAUT, M.: Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Zwergbeutelratte <i>Marmosa murina</i> ( <i>Didelphidae</i> , <i>Marsupialis</i> ) .. .. .	159
EVERY, R. G., und KÜHNE, W. G.: Funktion und Form der Säugerzähne I. Thegosis, Usur und Druckusur .. .. .	247
GAUCKLER, A., und KRAUS, M.: Kennzeichen und Verbreitung von <i>Myotis brandti</i> (Eversman, 1845) .. .. .	113
GOETHE, F.: Luftbeobachtung von Walen im westlichen Mittelmeer .. .. .	190
GRIMM, R.: Blauböckchen ( <i>Cephalophus monticola</i> [Thunberg, 1798]; Cephalophinae, Bovidae) als Insektenfresser .. .. .	357
GROPP, A., MARSHALL, J., FLATZ, G., OLBRICH, M., MANYANONDHA, K., und SANTADUSIT, A.: Chromosomenpolymorphismus durch überzählige Autosomen .. .. .	363
HEIDEMANN, G., und VAUK, G.: Zur Nahrungsökologie „wildernder“ Hauskatzen ( <i>Felis sylvestris</i> f. <i>catus</i> Linné, 1758) .. .. .	185
JUNGIUS, H.: Studies on the Breeding Biology of the Reedbuck ( <i>Redunca arundinum</i> Boddaert, 1785) .. .. .	129
KAHMANN, H., und TIEFENBACHER, L.: Über Haarwechsel und Haarkleid des Garten- schlähfers <i>Eliomys quercinus</i> Linnaeus, 1766 .. .. .	89
KIRCHSHOFER, R.: Notiz über eine Steißgeburt beim Flußpferd ( <i>Hippopotamus amphibi- us</i> Linné). Einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate des Frankfurter Flußpferd- paares .. .. .	27
KOLB, A.: Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen .. .. .	306
KRUSKA, D.: Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1948, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868 .. .. .	214
LANGE, J.: Ein Beitrag zur phylogenetischen Stellung des Springbockes ( <i>Antidorcas mar- supialis</i> Sundevall, 1847) .. .. .	65
LIENHARD, U.: Beitrag zu — Wasserspitzmaus, <i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl .. .. .	106
LONG, C. A., and SHIREK, L. R.: Variation and Correlation in the Genital Bones of Ranch Mink .. .. .	252
MAHNERT, V.: Das Vorkommen von <i>Crociodura suaveolens mimula</i> Miller, 1901 (Mamm., Insectivora) in Nordtirol gesichert .. .. .	104
MAIER, W.: Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithe- coidea .. .. .	193
MALEC, F., und STORCH, G.: Zur Kenntnis der jungpleistozänen Wühlmaus <i>Pitymys melitensis</i> (Mammalia, Rodentia) .. .. .	75
MAZAK, V.: The Barbary Lion, <i>Panthera leo leo</i> (Linnaeus, 1758); some systematic notes, and in interim list of the specimens preserved in European museums .. .. .	34



MAZAK, V.: On a supposed prehistoric Representation of the Pleistocene Scimitar Cat, <i>Homotherium</i> Fabrini, 1890 (Mammalia; Machairodontidae) . . . . .	359
MÜLLER-SCHWARZE, D. and CH.: Lip-Smacking in the Pronghorn ( <i>Antilocapra americana</i> ) . . . . .	353
OBOUSSIER, H.: Beiträge zur Kenntnis der Pelea ( <i>Pelea capreolus</i> , Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen anderen Bovinae ( <i>Redunca fulvorufa</i> , <i>Gazella thomsoni</i> <i>Antidorcas marsupialis</i> ) . . . . .	342
ONDRIAS, J. C.: Contribution to the knowledge of <i>Crocidura suaveolens</i> (Mammalia, Insectivora) from Greece, with a description of a new subspecies . . . . .	371
PIETSCH, M.: Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bisamratten ( <i>Ondatra zibethicus</i> L. 1766) . . . . .	257
REICHSTEIN, H.: Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, <i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland) . . . . .	147
ROETTCHER, D., HOFMANN, R. R., und KAYANJA, F. I. B.: Ergebnisse der prae- und postnatalen Altersbestimmung beim ostafrikanischen Impala ( <i>Aepyceros melampus</i> Lichtenstein, 1812) . . . . .	289
RUMMELD, R.: Die externe Augenmuskulatur des Großen Tümmlers ( <i>Tursiops truncatus</i> ) . . . . .	15
SCHULTZ, W.: Der Pottwal ( <i>Physeter catodon</i> Linnaeus, 1758) von Westerhever/Eiderstedt . . . . .	22
SCHULTZ, W.: Einige Bemerkungen zum Bau des Verdauungstraktes und der systematischen Stellung des Spitzzahnflughundes, <i>Harpyionycteris whiteheadi</i> Thomas, 1896 (Megachiroptera) . . . . .	81
SPITZENBERGER, F.: Erstnachweise der Wimperspitzmaus ( <i>Suncus etruscus</i> ) für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum . . . . .	107
THENIUS, E.: Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia) . . . . .	321
VOGEL, P.: Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen ( <i>Suncus etruscus</i> Savi, 1832) . . . . .	173
WEIDEMANN, W.: Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen N <sub>1</sub> und N <sub>2</sub> . . . . .	238
WENDLAND, V.: Vikarianz bei der Nordischen Wühlmaus ( <i>Microtus oeconomus</i> ) und der Erdmaus, <i>Microtus agrestis</i> , im West-Berliner Raum . . . . .	51

## II. Personalien

STARCK, D.: Dr. phil. ARTHUR GEORGI † . . . . .	382
---	-----

## III. Bekanntmachungen

STARCK, D.: Begrüßungsansprache auf der 43. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Hannover vom 15. bis 19. September 1969 . . . . .	61
Protokoll über die Geschäftssitzung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 16. September 1969 in der Tierärztlichen Hochschule Hannover . . . . .	64

#### IV. Schriftenschau

ANGEL, J. L.: Human skeletal material from Slovenia . . . . .	128
BÖKÖNYI, S.: Data on iron age horses of central and western Europe . . . . .	128
DAUGHERTY, A. E.: Marine Mammals of California . . . . .	127
EPSTEIN, H.: Domestic Animals of China . . . . .	126
Equus, Band I, Heft 2 . . . . .	192
Fortschritte der Zoologie, Band 19 . . . . .	127
HEBERER, G.: Homo — unsere Ab- und Zukunft . . . . .	256
HOFMANN, R.: Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion . . . . .	383
HSU, T. C., and BENIRSCHKE, K.: An Atlas of Mammalian Chromosomes . . . . .	126
KIRK, G.: Säugetierschutz . . . . .	256
LYNE, G.: Marsupials and Monotremes of Australia . . . . .	127
MALINOW, M. R.: Biology of the Howler Monkey . . . . .	125
PETZSCH, H.: Die Katzen . . . . .	192
PETZSCH, H.: Säugetiere — interessant und farbig . . . . .	256
PODUSCHKA, W. und CH.: Geliebtes Stacheltier . . . . .	256
POPESKO, P.: Atlas der topographischen Anatomie der Haustiere . . . . .	192
SIMOONS, F. J., with the assistance of SIMOONS, E. S.: A Cermonial Ox of India . . . . .	191
UCKO, P. J., and DIMBLEBY, G. W.: The domestication and exploitation of plants and ani- mals . . . . .	384

---

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages von 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von DM 0,40 zu verwenden.

ammanas

XL  
750  
Z487  
Mamm

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K.  
HERTER, Berlin — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Florenz  
— T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM,  
Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien  
— W. VERHEYEN, Antwerpen

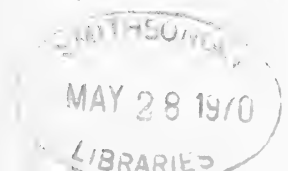
Redaktion M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 1

März 1970



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



## Inhalt

EISENTRAUT, M.: Die Verbreitung der Muriden-Gattung <i>Praomys</i> auf Fernando Poo und in West-Kamerun. — The Distribution of the Genus <i>Praomys</i> on Fernando Poo and in Western Cameroon	1
RUMMELD, R.: Die externe Augenmuskulatur des Großen Tümmlers ( <i>Tursiops truncatus</i> )	
Die Extraocular Muscles of the Bottle Nose Dolphin ( <i>Tursiops truncatus</i> )	15
SCHULTZ, W.: Der Pottwal ( <i>Physeter catodon</i> Linnaeus, 1758) von Westerhever/Eiderstedt. — The Spermwhale ( <i>Physeter catodon</i> Linnaeus, 1758) from Westerhever/Eiderstedt	22
KIRCHSHOFER, R.: Notiz über eine Steißgeburt beim Flußpferd ( <i>Hippopotamus amphibius</i> Linné). Einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate des Frankfurter Flußpferdpaares. — A short Account on an Pelvic Presentation in a Hippopotamuse ( <i>Hippopotamus amphibius</i> Linné). Some Remarks on the Multiplication Rate of the Pair of Hippopotamuses in Frankfurt Zoo	27
MAZAK, V.: The Barbary Lion, <i>Panthera leo leo</i> (Linnaeus, 1758); some systematic notes, and in interim list of the specimens preserved in European museums	34
DULIĆ, B.: Ökologische Beobachtungen der Fledermäuse der Adriatischen Inseln. — Ecological Observations of Bats on the Adriatic Islands	45
WENDLAND, V.: Vikarianz bei der Nordischen Wühlmaus ( <i>Microtus oeconomus</i> ) und der Erdmaus, <i>Microtus agrestis</i> , im Westberliner Raum. — <i>Microtus oeconomus</i> and <i>Microtus agrestis</i> in the Area of Berlin-West	51
DUBOŠT, G.: Die Umwandlung von Hinterfußkrallen zu Putzorganen bei Säugetieren. — The Change of Mammalian Hindfeet into Grooming Organs	56
Schriftschau	60
Bekanntmachungen	61

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommen vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Sonderdrucke:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen** sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Hefes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando Poo und in West-Kamerun

VON M. EISENTRAUT

Eingang des Ms. 17. 11. 1969

Die in Afrika weit verbreitete Gattung *Praomys* enthält ebenso wie beispielsweise die Gattung *Hylomyscus* eine Reihe von Arten, die morphologisch schwer zu unterscheiden sind und daher dem Systematiker einige Schwierigkeiten bereiten. Diese Schwierigkeiten werden dadurch erhöht, daß gerade bei *Praomys* manche Schädelmerkmale mit zunehmendem Alter erhebliche Veränderungen durchmachen, wie VERHEYEN und BRACKE (1966) an einem umfangreichen Material von *Praomys jacksoni* nachgewiesen haben. Endgültige Klarheit wird nur eine monographische Bearbeitung der gesamten Gattungsangehörigen aus allen Gebieten der Verbreitung unter Anwendung aller zur Verfügung stehenden Vergleichsmethoden bringen. Dafür ist es aber wohl noch zu früh.

In der vorliegenden Abhandlung soll daher zunächst versucht werden, das von mir auf meinen Reisen nach West-Kamerun und Fernando Poo<sup>1</sup> gesammelte Material von *Praomys* nach seinen morphologischen Merkmalen zu analysieren und taxonomisch einzuordnen. Es umfaßt über 300 Exemplare, die in den Niederungs- und Montangebieten von Fernando Poo (bis zu 2000 m Meereshöhe), in verschiedenen Höhenstufen am Hang des Kamerungebirges (bis zu 3000 m), in den Rumpi-Hills bei 1100 m, am Kupe zwischen 850 und 1100 m und ferner in den Manenguba-Bergen und im Oku-Gebirge (Banso-Hochland) jeweils in 2100 m und darüber gesammelt wurden. Bei den beiden letztgenannten Fundplätzen handelt es sich um Montanwaldreste, die in den offenen Bergsavannen („Grasland“) des Kameruner Hinterlandes gelegen sind, während die übrigen Berggebiete noch von dem breiten Urwaldgürtel eingeschlossen werden, der sich an der Guineaküste entlangzieht. Die Lage der genannten Gebiete ergibt sich aus der Kartenskizze (Abb. 1).

Wichtiges Vergleichsmaterial konnte ich im Brit. Museum (Nat. Hist.), London, durchsehen und ausleihen, wofür ich Herrn Dr. CORBET zu Dank verpflichtet bin. Für Leihmaterial von Liberia danke ich Herrn Dr. KUHN, Frankfurt. Besonders danken möchte ich ferner den Herren Prof. Dr. HEIM DE BALSAC und Prof. Dr. PETTER für die Beurteilung einiger übersandten Stücke aus meinem Material, letzterem außerdem für die Überlassung einiger lebenden *Praomys*-Mäuse aus Togo und der Zentralafrikanischen Republik zwecks Vornahme von Kreuzungsversuchen mit von mir lebend heimgebrachten Stücken aus meinen Sammlungsgebieten. Schließlich schulde ich Dank den Herren Prof. Dr. MATTHEY (Lausanne) und Dr. TETTENBORN (Bonn) für die von ihnen durchgeführten Chromosomen-Untersuchungen bei einigen *Praomys*-Stücken von Fernando Poo und vom Kamerunberg.

## Vorbemerkungen

In den von mir besammelten Gebieten kommen, um dies gleich hier vorwegzunehmen, 4 *Praomys*-Formen vor. Drei von ihnen sind bereits seit langem bekannt. Es handelt sich um *Pr. morio* (TROUESSART, 1881) (= *Mus maurus* GRAY, 1862) mit der terra typica: Montangebiet des Kamerungebirges, *Pr. tullbergi* (THOMAS, 1894) mit der terra typica: Ashanti in Ghana und *Pr. jacksoni* (DE WINTON, 1897) mit der terra typica: Entebbe in Uganda. Eine 4. durch besonders hohe Körper- und Schädelmaße

<sup>1</sup> Die Reisen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft weitgehend mitfinanziert.



Abb. 1. Lageplan der genannten Gebiete (Nach EISENTRAUT 1968)

ausgezeichnete Form fand sich in den Montanwaldresten des Oku-Gebirges (*terra typica*) und der Manenguba-Berge. Da sie mit keiner der bisher bekannten Formen übereinstimmt, stellte ich sie zunächst als neue Art, *Pr. bartwigi*, heraus (EISENTRAUT, 1968).

Über die 3 erstgenannten Formen *morio*, *tullbergi* und *jacksoni* verdanken wir PETER (1965) eine genauere Merkmalsanalyse. Nach ihm finden sich wichtige Unterschiede im Verlauf des Supraorbitalbogens, in der Form der Fronto-Parietalnaht und in der Form und Ausbildung des ersten oberen Molaren; bezüglich der Schädellänge gleichen sich adulte Stücke von *morio* und *jacksoni*, wohingegen *tullbergi* größere Maße erkennen läßt. In Abb. 2 sind die von PETER herausgestellten, von der Schädelansicht erkennbaren Unterschiede gezeigt. Danach verlaufen die Supraorbitalbögen bei *morio* (2) in einer geschwungenen Form („en amphore“), bei *jacksoni* (1) dagegen nach hinten mehr geradlinig mit einer deutlichen, scharf ausgeprägten Leiste am oberen Rand. Auch bei adulten *tullbergi*-Stücken (4) ist eine mehr oder weniger geradlinig verlaufende Leiste erkennbar, während dieses Merkmal bei jüngeren Tieren (3) weniger klar ausgeprägt ist und die Form des Supraorbitalbogens dem von *morio* ähnelt. Ferner ver-

läuft bei *jacksoni* die Fronto-Parietalnaht in Form eines V, bei *morio* und *tullbergi* mehr geschwungen in Form eines U (ein Merkmal, das nach meinen Untersuchungen meist, aber nicht immer klar in Erscheinung tritt.). Die wichtigen Unterschiede am ersten oberen Molar beruhen auf dem Vorhandensein oder Fehlen eines Außenhöckers des ersten Querjochs, worauf bei Behandlung der einzelnen Formen später noch eingegangen werden soll. PETER betrachtet die drei Formen als Arten, wobei er durch die von MATTHEY vorgenommene Untersuchung der Chromosomengarnituren bestärkt wird: MATTHEY stellte bei den von PETER zu *morio* gerechneten Stücken  $2n = 42$ , bei *tullbergi*  $2n = 34$  und bei *jacksoni*  $2n = 28$  fest.

PETER geht dabei jedoch von einer falschen Voraussetzung aus. Seine als „*morio*“ bezeichneten, mit einer Chromosomenzahl  $2n = 42$  ausgestatteten und morphologisch offenbar weitgehend mit dem Typus von *morio* übereinstimmenden Exemplare stammen von Boukoko in der Zentralafrikanischen Republik. PETER setzt damit voraus, daß auch die *morio*-Population von der terra typica einen Chromosomensatz  $2n = 42$  habe. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Denn bei einigen von mir lebend mitgebrachten und weitergezüchteten Tieren vom Montangebiet des Kamerunberges stellte Herr Prof. MATTHEY die Chromosomenzahl  $2n = 34$  fest. Das gleiche Ergebnis brachte die Untersuchung von Tieren aus dem Montangebiet von Fernando Poo (Refugium, 2000 m) und schließlich auch die von Herrn Dr. TETTENBORN vorgenommene Untersuchung eines Exemplares aus dem Niederungsgebiet des Kamerungebirges (Victoria), das, wie später noch auszuführen sein wird, nicht zu *morio*, sondern zu *tullbergi* zu rechnen ist. Da nun schlechterdings kein Zweifel darüber besteht, daß die von mir im Montangebiet des Kamerungebirges, also der terra typica, gesammelten Stücke echte *morio* sind, scheint der Schluß berechtigt und zwingend, daß PETERS angebliche „*morio*“ von Boukoko mit einer Chromosomenzahl  $2n = 42$  trotz aller morphologischen Übereinstimmung mit dem Typus von *morio* zu einer anderen Art gehören oder eine besondere Art darstellen dürften, zumal mir Herr Prof. MATTHEY brieflich ausdrücklich bestätigt, daß eine scharfe Trennung zwischen dem Chromosomenbild  $2n = 42$  und  $2n = 34$  bestehe (also die geringere Anzahl nicht durch Chromosomenfusion erklärt werden könne).

Somit können wir feststellen, daß sich der echte *morio* durch den Chromosomensatz  $2n = 34$  auszeichnet, also die gleiche Zahl wie *tullbergi* besitzt. Dies braucht jedoch keineswegs zu bedeuten, daß beide als konspezifisch angesehen werden müßten.

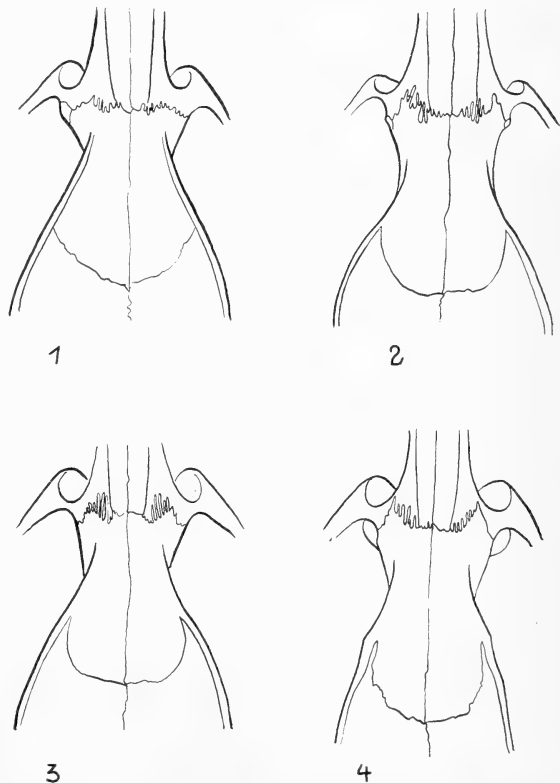


Abb. 2. Interorbitalregion der Schädel von *Praomys jacksoni* (1), *morio* (2), *tullbergi* subad. (3), *tullbergi* ad. (4) (Nach PETER 1965)

## Ergebnis der Merkmalsanalyse

*Praomys jacksoni*

Bei dem Versuch, das von mir gesammelte Material nach den von PETTER gegebenen Diagnosen zu bestimmen und taxonomisch einzuordnen, zeigte es sich, daß *Pr. jacksoni* am deutlichsten gekennzeichnet ist. Diese Art war bisher für West-Kamerun nicht bekannt. Ich wurde auf sie in meinem Material durch die Untersuchung eines bisher bei Muriden kaum beachteten Merkmals, nämlich des Gaumenfaltenmusters, aufmerksam, worüber von mir bereits an anderer Stelle (EISENTRAUT 1969) berichtet wurde.

Das allgemeine Faltenschema bei den von mir untersuchten Muriden ist folgendes: Hinter einem mehr oder weniger dreieckigen Wulst am vorderen Ende des Gaumens liegen zwei meist durchgehende derbe Falten, die ich als antemolare Falten bezeichne. Es folgen die zwischen den Molarenreihen befindlichen und daher als intermolare bezeichneten Falten, die in der Regel in der Mitte durch eine Furche geteilt sind und deren Zahl wechseln kann. Die bei meinen Muriden am häufigsten auftretende Zahl beträgt 5, so daß wir die Gaumenfaltenformel  $2 + 5 = 7$  aufstellen können. In diese Gruppe gehören z. B. die Gattungen *Oenomys*, *Dasymys*, *Hybomys*, *Stochomys*, *Leggada*, *Hylomyscus* und *Dendromus*, während ich bei *Lophuromys* und *Deomys* nur 4 intermolare Falten feststellen konnte, was einer Formel  $2 + 4 = 6$  entspricht. Bei den zunächst untersuchten *Praomys*-Stücken von Fernando Poo und vom Kamerunberg fand ich demgegenüber eine Vermehrung der intermolaren Falten auf 7. Das gleiche Faltenmuster fand ich bei sicheren *tullbergi* von Ober-Guinea und den zu *tullbergi* gerechneten Stücken aus meinem Material. Damit schien mir zunächst die Gattung *Praomys* hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters durch die Formel  $2 + 7 = 9$  charakterisiert zu sein.

Als ich dann aber einige in Alkohol aufbewahrte und daher der Gaumenfalten-Untersuchung zugänglichen *Praomys*-Exemplare von Nyasoso am Fuß des Kupe untersuchte, fand ich unerwarteter Weise wieder nur 5 intermolare Falten. Die anschließende Präparation der Schädel brachte die Feststellung, daß es sich bei diesen Stücken einwandfrei um *jacksoni* handelte. Entsprechend konnte ich dann bei einigen auf Grund der Schädelmerkmale mit Sicherheit zu *jacksoni* gehörenden Stücken aus dem östlichen Kongogebiet (Samml. Dr. DIETERLEN von Lwiro) ebenfalls nur 5 intermolare Falten feststellen. Damit ergibt sich die bemerkenswerte Erscheinung, daß wir innerhalb der Gattung *Praomys* 2 verschiedene Typen von Gaumenfaltenmustern (Abb. 3) zu unterscheiden haben: Den *jacksoni*-Typ mit der Formel  $2 + 5 = 7$  und den *morio*-Typ mit der Formel  $2 + 7 = 9$ . Zu letzterem gehören auch *tullbergi* und *hartwigi*.

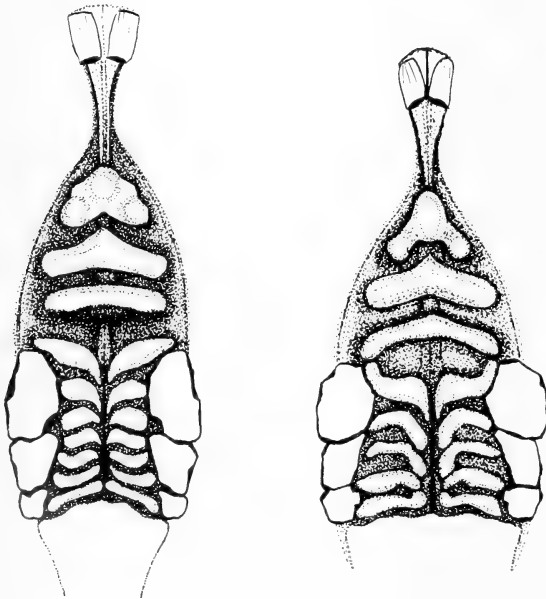


Abb. 3. Gaumenfalten von *Praomys morio* (links) und *Praomys jacksoni* (rechts) (Nach EISENTRAUT 1969)



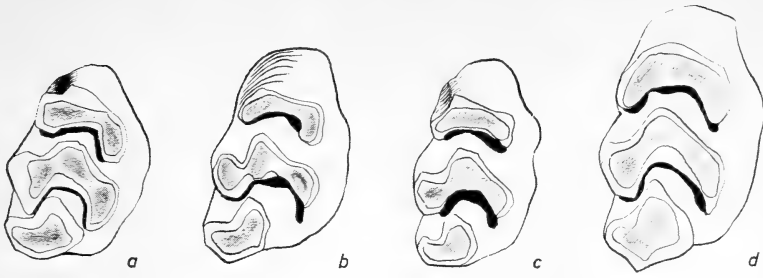


Abb. 4. Rechter oberer Molar von *Praomys jacksoni* (a), *morio* (b), *tullbergi* (c) u. *hartwigi* (d)

Von *Pr. jacksoni* liegen mir nunmehr aus W-Kamerun 15 Exemplare von Nyasoso und 2 Exemplare von Dikume (Rumpi-Hills) vor. Sie zeigen sämtlich die von PETTER eruierten Schädelmerkmale, im besonderen einen nach hinten geradlinig verlaufenden Supraorbitalbogen mit deutlich hervortretender Leiste, eine meist deutliche V-Form der Fronto-Parietalnaht und auf dem 1. Querjoch von  $M^1$  vor allem bei jüngeren Stücken einen gut ausgeprägten Außenhöcker; außerdem zeichnet sich  $M^1$  durch bedeutende Breite aus (vergl. Abb. 4). In Abb. 5 sind jeweils drei Altersstufen (jung - mittel - alt) der Schädel von *jacksoni* von Nyasoso und im Vergleich dazu entsprechende Schädel von *jacksoni* aus dem östlichen Kongogebiet (Lwiro) zusammengestellt. Ferner bringt

Tab. 1 die entsprechenden Körper- und Schädelmaße. Bezüglich der Fellfärbung ist hervorzuheben, daß bei meinen *jacksoni*-Exemplaren aus W-Kamerun eine graubraune Oberseiten-Färbung vorherrscht, nur 4 Exemplare zeigen eine rotbraune Tönung. Die Unterseite ist stärker grau getönt, was aus der geringeren Ausdehnung des weißen Haarspitzenanteils gegenüber dem grauen Basisteil des Einzelhaares resultiert.

Ich sehe zunächst davon ab, eine subspezifische Eingruppierung meiner *jacksoni*-Stücke von W-Kamerun vorzunehmen, dies muß einer monographischen Bearbeitung vorbehalten bleiben.

Die von mir gesammelten *jacksoni*-Exemplare wurden sämtlich nicht im Wald, sondern auf offeneren gras- und

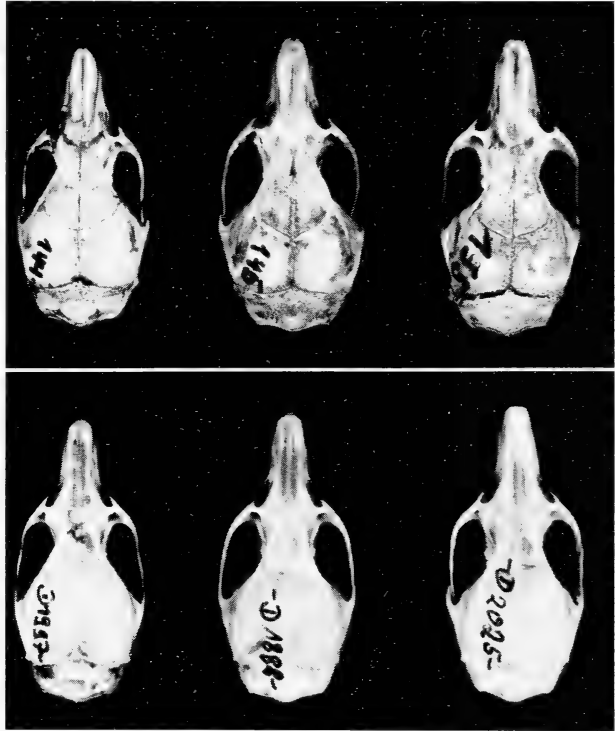


Abb. 5. Schädel in drei Altersstufen von *Praomys jacksoni* von Kamerun (Nyasoso, obere Reihe) und von Lwiro/O-Kongo (untere Reihe)

Tabelle 1  
Körper- und Schädelmaße (und Gewichte) von *Praomys jacksoni*, *morio* und *bartwigi*

	<i>Praomys jacksoni</i>		<i>Praomys morio</i>		<i>Pr. bartwigi</i>
	Nyasos, 850 m 15 Exemplare	Lwiro (O-Kongo) 11 Exemplare	Kamerunberg 1000—3000 m 83 Exemplare	Fernando Poo 1200 u. 2000 m 23 Exemplare	Oku u. Manenguba 2100—2200 m 11 Exemplare
Kopf—Rumpf	111,3 (101—124)	114 (105—120)	113,5 (100—130)	107 (97—122)	125 (115—134)
Schwanz	124,1 (116—131)	143 (123—161)	129,9 (110—147)	127 (109—144)	162 (152—173)
Ohr	18,1 (17—19)	18,4 (17—20)	18,3 (16—20)	18,1 (18—20)	19,2 (17—20,5)
Hinterfuß	23,3 (22—25)	25,3 (23—27)	23,5 (21—25)	24,3 (23—26)	26,5 (24—28)
Gewicht	40,7 (23—55)	44,6 (32—53)	43,0 (27—62)	41,7 (26—61)	57,0 (44—69)
Schädellänge	30,0 (29,0—31,1)	31,4 (29,7—32,1)	30,23(28,1—31,9)	30,5 (27,6—32,0)	32,5 (31,6—33,6)
Hirnkapselbreite	12,6 (12,0—13,1)	12,3 (12,0—12,8)	12,4 (11,7—12,8)	12,4 (12,0—13,0)	13,3 (12,8—13,9)
Schädellänge : Hirnkapselbreite	100 : 42,0	100 : 39,17	100 : 41,02	100 : 40,66	100 : 40,92
Interorbitalbreite	4,68 (4,5—4,9)	4,85 (4,6—5,1)	4,6 (4,3—4,9)	4,7 (4,5—5,0)	4,8 (4,6—5,1)
Diastema	8,19 (7,6—8,9)	8,6 (7,9—9,2)	8,54 (7,3—9,7)	8,63 (7,7—9,5)	9,4 (9,0—10,0)
Länge der oberen Molaren	4,80 (4,7—5,0)	4,86 (4,7—5,0)	5,19 (5,0—5,4)	5,0 (4,8—5,2)	6,0 (5,7—6,2)
Länge × Breite M <sup>1</sup>	2,35 × 1,47 (2,25—2,5) × (1,4—1,6)	2,34 × 1,5 (2,2—2,6) × (1,4—1,55)	2,48 × 1,45 (2,3—2,6) × (1,4—1,5)	2,44 × 1,38 (2,3—2,6) × (1,25—1,45)	2,90 × 1,71 (2,75—3,0) × (1,65—1,8)

buschbestandenen Flächen gefangen, wie sie sich in Form von Pflanzungen und sonstigen gerodeten Stellen in der Nähe von Ortschaften finden. Offenbar bevorzugt die Art in W-Kamerun solche offenen Biotope. Da die Hauptverbreitung der Art im östlichen Afrika liegt — in dem von DIETERLEN besammelten Gebiet bei Lwiro gehört sie zu den häufigsten Muriden — ist sie möglicherweise erst in jüngerer Zeit nach Westen vorgedrungen und beginnt im Westkameruner Waldgebiet, wo sie auf die vornehmlich den Wald bewohnenden Formen trifft, die sekundär vom Menschen geschaffenen offenen Biotope zu besiedeln. Es wäre wünschenswert, diese zunächst nur als Hypothese aufgestellte Annahme in weiteren Gebieten, wo *jacksoni* mit anderen Gattungsangehörigen zusammentrifft, nachzuprüfen.

#### *Praomys morio*

Die von mir im Montangebiet des Kamerungebirges gesammelten Stücke von *Praomys* gehören mit einer Ausnahme (vergl. *tullbergi*) zu *morio* und stimmen in ihren Schädelmerkmalen mit dem aus dem gleichen Gebiet stammenden Typus gut überein. Sie zeigen (Abb. 6) einen geschwungenen Verlauf des Supraorbitalbogens ohne leistenartig hervortretenden Rand, mehr oder weniger U-förmigen Verlauf der Fronto-Parietalnaht und fehlenden Außenhöcker im 1. Querjoch von M<sup>1</sup> (Abb. 4). Bemerkenswert für diese

Form scheint mir ferner das relativ kurze Rostrum, das sich im allgemeinen und besonders bei jüngeren Stücken nach vorn etwa gleichmäßig verschmälert — im Gegensatz zu vielen älteren Stücken von *tullbergi* (vergl. unten). Weiterhin finde ich meine schon früher (1963) hervorgehobene Feststellung bestätigt, daß die Gaumenspalten in den meisten Fällen über die Vorderkante von  $M^1$  nach hinten hinausragen; dies ist jedoch ein Merkmal, das nur für die Population des Kamerungebirges fast uneingeschränkt zutrifft. Ebenfalls nur für letztere typisch ist die relativ große Breite von  $M^1$ . Die Länge der oberen Molarenreihe ist allgemein etwas größer als bei *tullbergi* (vergl. Tab. 1 und 2).

In den wesentlichen Merkmalen übereinstimmend mit der *morio*-

Population vom Kamerunberg ist die *Praomys*-Population aus dem Montangebiet von Fernando Poo, so daß ich nicht zögere, diese zu *morio* zu stellen. Gewisse Unterschiede zeigen sich bei einigen Schädelmaßen in einer leichten Verschiebung der Variationsbreite; ferner ist  $M^1$  etwas schmaler. Außerdem reichen die Gaumenfalten meist nur bis zur Vorderkante der 1. Molaren, in einigen Fällen enden sie bereits vorher. Dieses Merkmal ist also, wie erwähnt, nicht unbedingt typisch für *morio*. Die genannten Unterschiede deuten vielleicht auf eine beginnende divergierende Entwicklung beider Populationen, sie reichen aber wohl kaum zu einer subspezifischen Unterscheidung der Fernando-Poo-Tiere aus. Abb. 6 zeigt von beiden *morio*-Populationen 3 Altersstadien. Es sei dazu erwähnt, daß ich bei den von beiden Fundplätzen — Musake-Hütte am Kamerunberg (1850 m) und Refugium am Hang des Nordgebirges von Fernando Poo (2000 m) — lebend mitgebrachten und weitergezüchteten Tieren eine unbegrenzte Fortpflanzungsfähigkeit feststellen konnte. Dabei zeigte sich allerdings, daß die Nachkommen in manchen Merkmalen eine geringe Größenzunahme, gewissermaßen ein Luxurieren erkennen lassen, eine bekannte Erscheinung, die auf schon vorhandene Unterschiede im Genbestand beider Populationen schließen läßt.

Am Kamerunberg fand ich *morio* von 1000 m ab (Buea) aufwärts bis zur oberen Waldgrenze (ca. 2100 m) und darüber hinaus bis 3000 m in dem mehr offenen, mit Buschwerk und einzelnen Bäumen bestandenen Bergsavannengebiet. Auf Fernando Poo traf ich die Art am Hang des Nordgebirges bei 2000 m (Refugium) und im Gebiet des Mocatales in der Süd-Cordillere bei 1200 m an. Sie war besonders in den

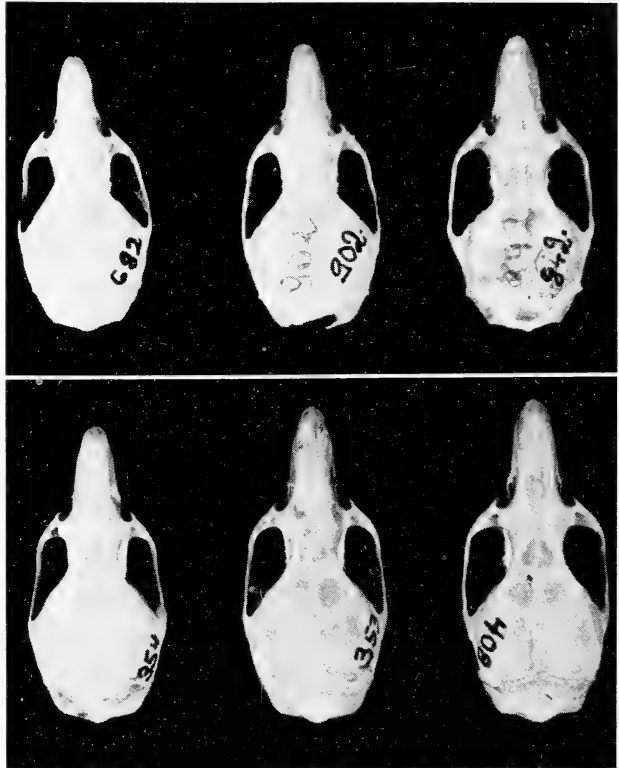


Abb. 6. Schädel in drei Altersstufen von *Praomys morio* vom Kamerunberg (Musake-Hütte, obere Reihe) und von Fernando Poo (Refugium, untere Reihe)

Tabelle 2  
Körper- und Schädelmaße (und Gewichte) von *Praomys tullbergi*

	Kamerunberg Niederungsgebiet	Kupe 900—1100 m	Rumpi-Hills 1100 m	Fernando Poo Niederungsgebiet	Togo (Nachzucht)
	42 Exemplare	20 Exemplare	22 Exemplare	33 Exemplare	7 Exemplare
Kopf—Rumpf	111,0 (95—133)	108,0 (98—115)	107,3 (95—118)	114,0 (101—130)	117,0 (91—134)
Schwanz	130 (117—140)	130 (117—145)	136 (124—154)	122 (105—138)	136 (129—144)
Ohr	17,4 (15—20)	18,0 (17—19)	17,3 (15—19)	16,7 (15—18)	18,0 (16—20)
Hinterfuß	22,5 (21—24)	23,5 (21—26)	23,4 (21—26)	22,5 (21—25)	23,0 (21—24)
Gewicht	36,8 (27—45)	34,0 (29—42)	35,6 (27—47)	40,7 (29—65)	53,0 (32—84)
Schädellänge	31,2 (29,1—32,2)	31,3 (30,1—32,5)	31,7 (28,9—33,4)	32,6 (30,8—35,0)	31,5 (30,0—33,2)
Hirnkapselbreite	12,1 (11,5—12,6)	12,3 (12,0—12,9)	12,2 (11,8—12,6)	12,0 (11,6—12,4)	12,1 (11,4—12,8)
Schädellänge : Hirnkapselbreite	100 : 38,78	100 : 39,30	100 : 38,49	100 : 36,81	100 : 38,30
Interorbitalbreite	4,7 (4,3—5,2)	4,7 (4,3—4,8)	4,8 (4,5—5,1)	4,7 (4,3—5,3)	4,9 (4,7—5,0)
Diastrama	8,95 (8,1—10,3)	8,9 (8,2—9,6)	9,0 (8,2—9,9)	9,95 (9,1—11,2)	8,9 (7,8—9,6)
Länge der oberen Molaren	4,7 (4,4—4,9)	4,79 (4,5—5,0)	4,88 (4,4—5,2)	4,8 (4,4—5,1)	4,64 (4,5—4,9)
Länge × Breite M1	2,31 × 1,32	2,41 × 1,33	2,47 × 1,33	2,38 × 1,36	2,31 × 1,31
	(2,2—2,5) × (1,25—1,4)	(2,3—2,6) × (1,25—1,4)	(2,35—2,6) × (1,25—1,45)	(2,2—2,5) × (1,3—1,5)	(2,2—2,5) × (1,3—1,4)

höheren Montanzonen überaus häufig.

### *Praomys tullbergi*

Bereits bei einer früheren Bearbeitung meines seinerzeit vorliegenden Materials vom Kamerungebirge (EISENTRAUT 1963) hatte ich darauf hingewiesen, daß sich beim Vergleich von Montanpopulationen und Niederungspopulationen deutliche Unterschiede hinsichtlich einiger Schädelmerkmale (Schädellänge, Hirnkapselbreite, Länge der Gaumenspalten, Länge der Molarenreihen) ergaben. Meine Vermutung, daß es sich bei den Niederungspopulationen nicht um *morio*, sondern eine andere Form, und zwar um *tullbergi* handeln könnte, hat sich jetzt nach Vorliegen weiteren Materials bestätigt. Es findet sich aber auch bereits in der Literatur ein Hinweis auf eine dementsprechende Artzugehörigkeit bei Niederungstieren: TROUËSSART (1897) stellte die von SJÖSTEDT in Gebieten nördlich vom Kamerunberg (Bonge, Ekundu) gesammelten und von TULLBERG (1893) bearbeiteten *Praomys*-Stücke keineswegs, wie von letzterem angenommen, zu *morio* (= *Mus maurus*), sondern zu *tullbergi* (vergl. hierzu auch PETER, 1965, p. 59).

Die Durchsicht meines Materials ergab, daß nicht nur die Tiere aus dem Niederungsgebiet des Kamerungebirges, sondern auch die aus dem Niederungsgebiet von Fernando Poo mehr oder weniger gut die von PETER (1965) für *tullbergi* eruierten

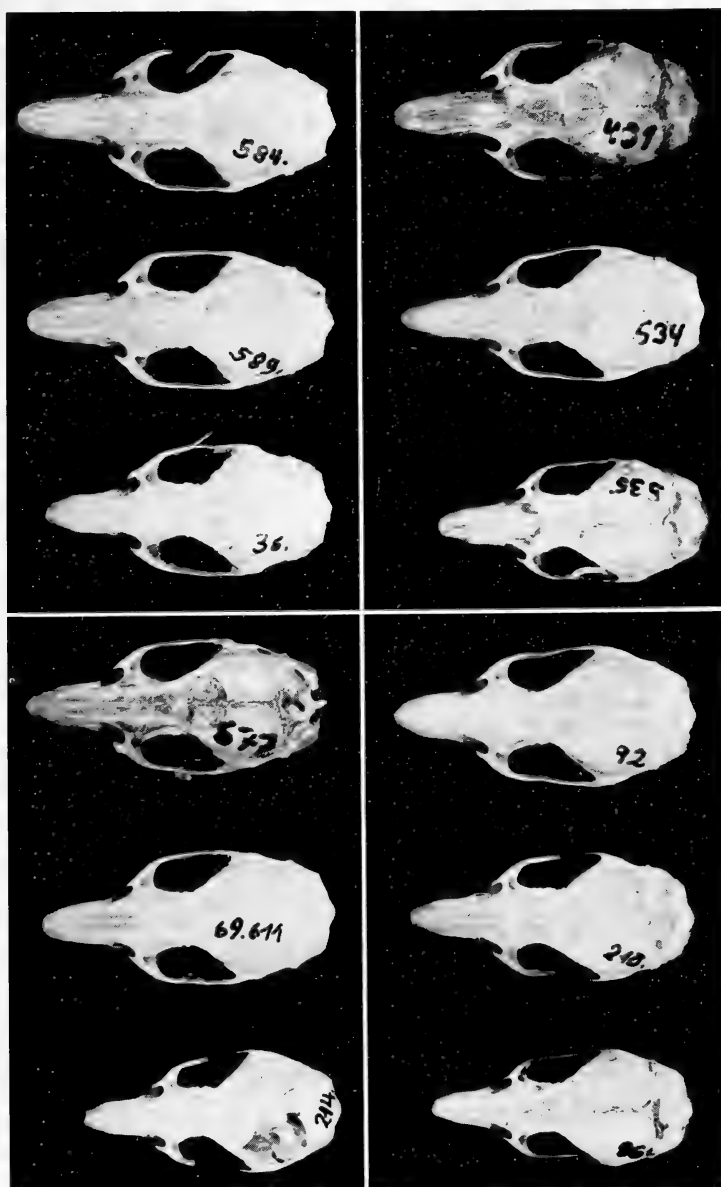


Abb. 7. Schädel in drei Altersstufen von *Praomys tullbergi* vom Niederungsgebiet des Kamerunberges (oben links), von Fernando Poo (oben rechts), vom Kupe (unten links) und von den Rumpi-Hills (unten rechts)

Merkmale erkennen lassen. Die Einschränkung („mehr oder weniger“) bezieht sich darauf, daß vor allem bei jüngeren Exemplaren manche für *tullbergi* genannten Schädelmerkmale noch nicht in ihrer charakteristischen Form ausgebildet sind. Dies betrifft vor allem den Verlauf des Supraorbitalbogens, der z. T. noch nicht klar den Unterschied zu *morio* erkennen läßt (Abb. 7). Die Durchschnittswerte für die Schädelgröße sind bei *tullbergi* (vergl. Tab. 2) höher als bei *morio*. Die Hirnkapselbreite ist im Durchschnitt relativ geringer, so daß der craniale Schädelteil schlanker erscheint. Ferner enden, wie schon oben erwähnt, die Gaumenspalten vor der Vorderkante der ersten Molaren oder erreichen diese gerade. Auffallend und sehr konstant gegenüber *morio*

ist die geringe Länge der Molarenreihe und die geringe Breite von  $M^1$ . Das erste Querjoch von  $M^1$  läßt auf der Außenseite teils deutlich, teils nur angedeutet, einen kleinen Außenhöcker und entsprechend eine schwache Vertiefung zwischen diesem und dem mittleren Höcker erkennen (Abb. 4). All diese Merkmale sind nach PETTER typisch für *tullbergi*. Als weitere Merkmale füge ich die deutliche Tendenz zur Verlängerung und Verbreiterung des Rostrums hinzu, eine Erscheinung, die besonders bei älteren Stücken hervortritt und im Gegensatz zu dem kurzen und schmalen Rostrum von *morio* steht (vergl. Abb. 7).

Wie bei *morio* finden sich auch bei *tullbergi* zwischen den Populationen vom Niederungsgebiet des Kamerunberges und von Fernando Poo geringe Verschiebungen der Variationsbreiten mancher Schädelmaße. Einige Schädel von Insektivoren zeichnen sich durch besondere Länge aus. Die gleiche Erscheinung fand ich aber auch bei einigen *tullbergi*-Stücken von Oberguinea, die ich im Brit. Museum vergleichen konnte. Es handelt sich dabei um sehr alte Stücke.

Am Kamerunberg ist *tullbergi* im Niederungswald weit verbreitet und wurde in allen aufgesuchten Gebieten, wenn auch nicht in großer Anzahl, angetroffen. Die Art reicht vereinzelt bis in die untere Montanregion hinauf, wie ein bei 1000 m (Buea) gesammeltes Stück beweist. Ebenso fanden wir die Art im Niederungsgebiet von Fernando Poo, und zwar an der Westküste bei San Carlos und an der Südküste bei Ureca. Auch auf der Insel sammelten wir ein Exemplar noch in 1200 m Höhe (Mocatal), wo demnach *tullbergi* zusammen mit *morio* auftritt. Diese relativ weite vertikale Ausdehnung bis in die untere Montanstufe macht es verständlich, daß alle von uns im Kameruner Hinterland, und zwar am Kupe zwischen 900 und 1100 m und in den Rumpi-Hills bei 1100 m gesammelten Exemplare zu *tullbergi* zu stellen sind (Abb. 7). Offenbar fehlt in diesen Bergen die Art *morio* völlig, denn alle Versuche, in größeren Höhen am Kupe (1300 bis 1600 m) Exemplare von *Praomys* zu fangen, schlugen fehl, so daß möglicherweise in diesen oberen Montanzonen (in denen *morio* hätte erwartet werden können) die Gattung nicht mehr vertreten ist.

#### *Praomys hartwigi*

*Pr. hartwigi* zeichnet sich durch bedeutende Körpergröße aus, die in den Durchschnittswerten (vergl. Tab. 1) zum Ausdruck kommt. Bezüglich der Schädelgröße wird die Art nur von *tullbergi* von Fernando Poo erreicht. Unübertroffen ist die Länge der oberen Molarenreihe, die keine Überschneidung der Variationsbreiten mit anderen Arten er-

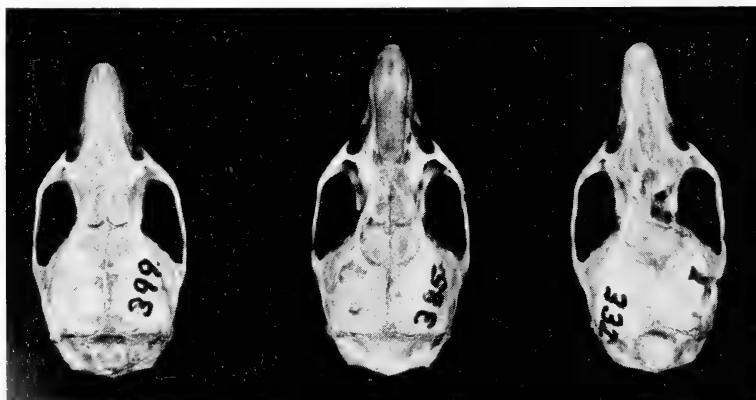


Abb. 8. Schädel in drei Altersstufen von *Praomys hartwigi* (Oku-Gebirge)

kennen läßt. Das gleiche trifft für Länge und Breite der Molaren zu (vergl.  $M^1$ , Abb. 4). Die Fronto-Parietalnaht verläuft in Form eines U. Der Verlauf des Supraorbitalbogens ähnelt dem von *morio* (Abb. 8). Die Gaumenspalten reichen nach hinten über die Vorderkante der oberen Molaren. Die Gaumenfaltenformel lautet  $2 + 7 = 9$ . In einigen Schädelmerkmalen sind gewisse Überschneidungen mit *morio* festzustellen. So ist die Hirnkapselbreite relativ groß; das Verhältnis Schädellänge zu Hirnkapselbreite beträgt  $100 : 40,92$ . Das erste Querjoch von  $M^1$  besitzt keinen Außenhöcker. Es sind also Merkmale vorhanden, die auf eine nähere Beziehung zu *morio* deuten. Hinzu kommt, daß *hartwigi* nach unserer bisherigen Kenntnis ein ausgesprochener Montanbewohner ist, der nur in der oberen Montanzone, nämlich in den Waldresten des Oku-Gebirges und der Manengubaberger gefunden wurde. Als Anpassung an das Vorkommen in großen Höhen mit einem kühlen Bergklima ist das Haarkleid relativ lang. Das Rückenhaar hat eine Länge von 14 bis 15 mm gegenüber 9 bis 10 mm bei *morio* vom Kamerunberg (vergl. auch Originalbeschreibung, EISENTRAUT 1968). Die Haarfärbung ist recht einheitlich und zeigt auf der Oberseite einen mittel-braunen Ton ohne rotbraune Beimischung; die Unterseite ist grau mit weißlichem Anflug.

### Fellfärbung

Die Fellfärbung ist zur Charakterisierung der *Praomys*-Arten — wie auch der Angehörigen mancher anderen Gattungen — von untergeordneter Bedeutung. Sie kann von mannigfachen inneren und äußeren Faktoren abhängig sein, über die wir zur Zeit nur wenig wissen, ganz abgesehen davon, daß unsere Kenntnis über die Natur der für die Fellfärbung verantwortlichen Pigmente noch sehr mangelhaft ist. Die Farbtonung kann sich im Laufe des individuellen Lebens verändern. Das Haarkleid kann während des Jahres ausblassen oder fuchsiger werden (ebenso wie auch am toten Balg), so daß es nach der Härtung anders aussieht als das abgenutzte, wie z. B. von HATT (1940) für *Praomys jacksoni* angegeben. Der gleiche Farbeffekt kann genotypisch oder auch phänotypisch bedingt sein. Ganz allgemein richtet sich der Gesamteindruck nach dem jeweiligen Anteil von Basis- und Spitzenfärbung des Einzelhaares.

So finden sich in der Literatur immer wieder die Angaben, daß bei *Praomys* auch innerhalb einer Population die Fellfärbung variiert und zwar meist von graubraunen zu rotbraunen Tönen. Auch in meinem Material ist dies bei manchen Serien vom gleichen Fundplatz der Fall, z. B. bei *jacksoni* von Nyasoso. Trotzdem aber ist in unserem tektonisch sehr aufgegliederten Gebiet eine Beziehung der Färbung zur vertikalen Verbreitung unverkennbar, worauf schon früher von mir (1963) hingewiesen wurde. Ich will hier nur einige sehr auffällige Beispiele erwähnen, ohne den ganzen Fragenkomplex, der ein eingehenderes Studium verdiente, allzusehr auszuweiten.

Sämtliche *Praomys morio*-Stücke aus der obersten Montanzone des Kamerun-Gebirges zeigen eine düstere graubraune Oberseitentönung ohne erkennbare Beimischung von Rotbraun. Erst in den tieferen Montanregionen findet sich in begrenztem Maße ein Variieren nach dunkel-rotbrauner Tönung. Die gleiche Erscheinung finden wir bei *morio*-Populationen in den Berggebieten von Fernando Poo.

Umgekehrt zeichnen sich die *Praomys tullbergi*-Populationen aus den Niederungen des Kamerungebirges und von Fernando Poo durch eine ausgesprochene hell-rotbraune Tönung aus, und dies in Übereinstimmung mit den mir vorliegenden oder von mir verglichenen *tullbergi*-Stücken von Oberguinea. Die in den mittleren Höhen der Rumpi-Hills und des Kupe gesammelten und zu *tullbergi* gerechneten Stücke sind — abgesehen von den grauen jungen und subadulten Tieren — recht einheitlich getönt und zeigen eine etwas dunklere braune Färbung mit rotbraunem Einschlag. Einen sehr einheitlichen Farbton, nämlich graubraun ohne rotbraune Beimischung, haben die mir vor-

liegenden Exemplare von *Praomys hartwigi* vom Oku-Gebirge und von den Manenguba-Bergen.

### Vergleich der vier *Praomys*-Arten untereinander

Die in Abb. 9 dargestellten Schädel zeigen noch einmal die typischen Unterschiede der 4 behandelten Formen. Diese Unterschiede sind aber nicht in allen Fällen klar ausgeprägt und erkennbar.



Abb. 9. Schädel der 4 *Praomys*-Arten, von links nach rechts: *jacksoni*, *morio*, *tullbergi* und *hartwigi*

*Praomys jacksoni* und *hartwigi* sind am besten gekennzeichnet und gegen *morio/tullbergi* abgegrenzt: *jacksoni* durch die für diese Art charakteristischen Schädel- und Zahnmerkmale, *hartwigi* durch seinen Riesenwuchs und durch überragende Länge der Molarenreihe und die Größe der einzelnen Molaren, wobei hier nur die Werte für  $M^1$  berücksichtigt wurden. Im allgemeinen macht auch die Unterscheidung zwischen *morio* und *tullbergi* keine Schwierigkeiten, jedoch gibt es Fälle, bei denen manche Merkmalsunterschiede nicht klar und eindeutig zu Tage treten, was meist damit zusammenhängt, daß die endgültige Ausprägung erst mit zunehmendem Alter erfolgt. Unterschiede bestehen in meinem Material in den Durchschnittswerten für die Schädellänge und für die Länge der oberen Zahnreihe, wobei jedoch Überschneidungen der Variationsbreiten vorkommen. Der Unterschied im Verlauf der Supraorbitalbögen ist in den meisten Fällen evident, kann aber bei jüngeren *tullbergi* nicht klar in Erscheinung treten; das gleiche gilt für die Länge und Breite des Rostrums. Der Außenhöcker im 1. Querjoch von  $M^1$  fehlt bei *morio* immer, kann aber auch bei *tullbergi* soweit zurückgebildet sein, daß dieses Merkmal, für sich allein genommen, an Wert verliert. Bezüglich des von mir herangezogenen Merkmals, nämlich, daß die Gaumenspalten bei *morio* im Gegensatz zu *tullbergi* über die Vorderkante der  $M^1$  nach hinten hinausragten, trifft für die *morio*-Population vom Kamerunberg fast ohne Ausnahme zu, ist jedoch, wie oben gezeigt, für die Population von Fernando Poo (Refugium und Moca) nicht mehr anwendbar: Von 23 untersuchten Insektivoren reichen nur in 13 Fällen die Gaumenspalten bis zur Vorderkante von  $M^1$ , endigen dagegen in 10 Fällen schon vor derselben. Bezüglich dieses Merkmals bei *tullbergi* ist folgendes zu sagen: Bei 22 Exemplaren vom Niederungsgebiet des Kamerunberges enden in 20 Fällen die Gaumenspalten vor den Molaren, in 2 Fällen erreichen sie deren Vorderkante; bei *tullbergi* vom Kupe ist das Verhältnis 14:6, von den Rumpi-Hills 17:5 und vom Niederungsgebiet von Fernando Poo 31:1. Wir



sehen also, daß auch dieses letztgenannte Merkmal bei der Charakterisierung von *morio* und *tullbergi* nur von bedingtem Wert ist. Die Unterscheidung beider Arten gelingt in meinem Untersuchungsgebiet also nicht auf Grund eines Merkmals, sondern der Summe der hier herangezogenen Merkmale.

Es bleiben nun trotz allem einige Exemplare übrig, die in einigen Merkmalen wesentlich abweichen. Drei *morio*-Stücke (Nr. 699, 700, 701) aus dem obersten Montangebiet des Kamerunberges (Hütte II, 3000 m) fallen durch besonders hohe Werte einiger Schädelmerkmale aus der festgestellten Variationsbreite heraus und reichen weit in die Variationsbreite von *hartwigi*. So betragen bei Nr. 700 die Schädellänge 32,5 mm (gegenüber den Höchstwerten 31,9 und 32) und bei Nr. 699 und 701 die Länge der Molarenreihen 5,6 (gegenüber einem Höchstwert von 5,4). Im übrigen liegen die meisten Werte für Körper- und Schädelmaße bei diesen drei Stücken an der oberen Grenze der festgestellten Variationsbreite. Es sei dazu bemerkt, daß es sich um alte bis sehr alte Exemplare handelt. Umgekehrt lassen einige *tullbergi*-Stücke aus den Niederungsgebieten des Kamerungebirges und der Rumpi-Hills eine Kleinwüchsigkeit erkennen, ohne daß es sich um ausgesprochen junge Tiere handelt. Dies betrifft das Tier Nr. 189 von Malende (Ostfuß des Kamerungebirges), bei dem die meisten Körper- und Schädelmaße an der untersten Grenze der Variationsbreite liegen, das Rostrum sehr kurz und schmal ist, das Diastema 7,7 mm (gegenüber 8,1 und 8,2) mißt und — im Zusammenhang damit — die Gaumenspalten über die Vorderkante der  $M^1$  nach hinten hinausragen. Ein gleiches Übertagen zeigt Nr. 535 von den Rumpi-Hills. Wir können diese Fälle von Abweichungen zunächst nur als Ausnahmen ansehen.

Anschließend gebe ich noch einmal einen zusammenfassenden Überblick über die Verbreitung der 4 *Praomys*-Formen in unserem engeren Beobachtungsgebiet. Nach den bisherigen Beobachtungen ist *morio* eine ausgesprochene Bergform, die auf die Montangebiete des Kamerungebirges und von Fernando Poo beschränkt ist. *Pr. tullbergi* ist ein Tieflandvertreter, der die Niederungsgebiete von Fernando Poo und des Kamerungebirges bewohnt, jedoch bis in die unterste Montanstufe vordringen kann, wo sie einzeln mit *morio* sympatrisch lebt. In den entsprechenden Höhen des Kupe und der Rumpi-Hills ist nach meinen bisherigen Beobachtungen *tullbergi* allein vertreten. Auf die oberste Montanstufe begrenzt ist die wahrscheinlich *morio* nahestehende Form *hartwigi*, die in den Waldresten des Oku-Gebirges und der Manenguba-Berge gefunden wurde. Die völlig abseits stehende Form *jacksoni* ist offenbar von Osten her eingewandert und findet sich in unserem Gebiet nahe den Siedlungen außerhalb des Waldes in den sekundär veränderten offeneren Gebieten bei Nyasoso am Fuß des Kupe und bei Dikume in den Rumpi-Hills.

Die mutmaßliche stammesgeschichtliche Entwicklung der 4 Formen zeigt Abb. 10. Sehr abseits steht *Pr. jacksoni* mit einer Chromosomenzahl  $2n = 28$  und einer Gaumenfaltenformel  $2 + 5 = 7$ . Enger miteinander verwandt sind *tullbergi*, *morio* und *hartwigi* mit einer Gaumenfaltenformel  $2 + 7 = 9$  und einer Chromosomengarnitur (für *hartwigi* steht die Chromo-

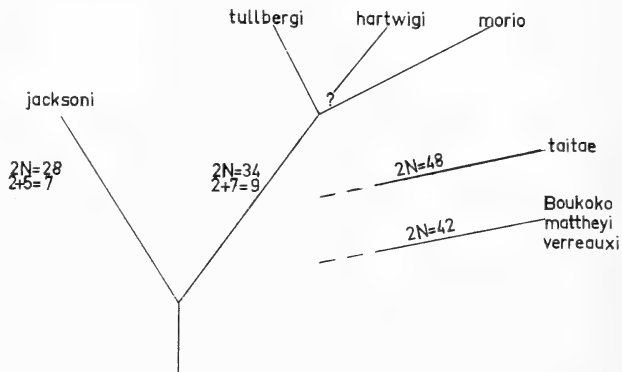


Abb. 10. Versuch einer stammesgeschichtlichen Ableitung verschiedener *Praomys*-Formen

somenanalyse noch aus) von  $2n = 34$ . (Der Vollständigkeit halber sind noch die irgendwo abzweigenden Äste mit den abweichenden Chromosomengarnituren  $2n = 48$  (*taitae*) und  $2n = 44$  (*mattheyi* und *verreauxi*) angegeben, zu welcher letzteren auch PETERS „*morio*“ von Boukoko gehört.

Die bisher von mir vorgenommenen Kreuzungsversuche haben folgendes Ergebnis gebracht: Wie schon oben erwähnt, haben die *morio*-Populationen vom Kamerunberg und von Fernando Poo ihre uneingeschränkte sexuelle Affinität behalten, so daß sie als konspezifisch anzusehen sind. Dagegen blieben erfolglos die Kreuzungskombinationen

<i>tullbergi</i> ♂ (von Victoria)	× <i>morio</i> ♀ (Fernando Poo)
<i>tullbergi</i> ♂ (von Kumba)	× <i>morio</i> ♀ (Kreuzung Kam. Berg × Fernando Poo)
<i>tullbergi</i> ♂ (von Togo)	× <i>morio</i> ♀ (von Fernando Poo)
<i>morio</i> ♂ (von Fern. Poo)	× <i>tullbergi</i> ♀ (von Rumpi-Hills)
<i>morio</i> ♂ (vom Kam. Berg)	× <i>tullbergi</i> ♀ (von Victoria)

Daß darüber hinaus angesetzte Kreuzungsversuche von *morio* ♂ und ♀ (aus der Kreuzung Kamerunberg × Fernando Poo) mit *jacksoni* ♂ und ♀ von Lwiro (O-Kongo) und *morio* ♂ und ♀ (aus der Kreuzung Kamerunberg × Fernando Poo) mit den von PETER als „*morio*“ angesehenen Stücken von der R. C. A. ergebnislos verliefen, war allein schon auf Grund der unterschiedlichen Chromosomenzahl nicht anders zu erwarten.

Bis auf weiteres sehe ich die 4 Formen *jacksoni*, *morio*, *tullbergi* und *hartwigi* als Spezies an. Es könnte sich jedoch in Zukunft ergeben, daß *morio* und *tullbergi* unter dem Begriff einer Superspezies enger vereinigt und weiterhin *hartwigi* als Subspezies zu *morio* gestellt werden. Zur Entscheidung der letztgenannten Vorstellung wäre es wichtig, den Chromosomensatz von *hartwigi* festzustellen und im gegebenen Fall zu versuchen, *morio* und *hartwigi* zu kreuzen. Dafür fehlte bisher lebendes Material von *hartwigi*.

### Zusammenfassung

Auf Grund der von PETER gegebenen Diagnosen und einiger anderer Merkmale werden die in West-Kamerun und auf Fernando Poo gesammelten *Praomys*-Formen taxonomisch eingeordnet. Es kommen in diesen Gebieten vier Arten vor. *Pr. morio* ist offenbar eine Montanart, die auf die Montanzonen des Kamerungebirges und der Insel beschränkt ist. *Pr. tullbergi* ist hauptsächlich ein Bewohner der Niederungen, kann aber in seiner vertikalen Verbreitung bis in die untere Montanstufe eindringen und wurde in den Berggebieten des Kameruner Hinterlandes (Kupe, Rumpi-Hills) allein angetroffen. *Pr. hartwigi* ist eine hochmontane Form, die in den Waldresten des Oku-Gebirges und der Manenguba-Berge festgestellt wurde. Diese drei Formen dürften eine engere verwandtschaftliche Beziehung zueinander haben. Sehr abseits steht allein schon auf Grund unterschiedlicher Chromosomenzahl und Gaumenfaltenformel die Art *Pr. jacksoni*, die in W-Kamerun bisher nur in offenen Biotopen am Fuß des Kupe und bei Dikume in den Rumpi-Hills gefunden wurde.

### Summary

#### *The Distribution of the Genus Praomys on Fernando Poo and in Western Cameroon*

Based on the diagnosis of PETER and on several other characters the forms of *Praomys*, collected in western Cameroon and on Fernando Poo, are taxonomically put in order. Four species occur in this territory. *Praomys morio* is evidently a mountainous species, being limited to the mountainous zones of the Cameroon Mountain and of the island. *Pr. tullbergi* is mainly an inhabitant of the lowlands, but is able to penetrate in its vertical distribution up into the lower mountainous zone and has been met with exclusively in the mountain territories of the hinterland of Cameroon (Kupe, Rumpi-Hills). *Pr. hartwigi* is a form of the high mountainous regions, having been found in the forest remainders of the Oku-Mountain and of the Manenguba-Mountains. These three forms have probably a closer degree of relationship. The species *Pr. jacksoni* stands apart besides all based on different numbers of chromosomes and formulae.

of palate ridges and so far it has been found only in open biotopes at the foot of the Kupe and near Dikume in the Rumpi-Hills.

### Literatur

- EISENTRAUT, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges, Hamburg und Berlin.  
 — (1968): Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonner Zool. Beiträge 19, 1—14.  
 — (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. Zool. Jb. Sys. 96, 478 bis 490.  
 HATT, R. T. (1940): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. LXXVI.  
 MATHEY, R. (1958): Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africaine (Mammalia, Rodentia). Acta tropica, Bâle, 27—117.  
 PETER, F. (1965): Les *Praomys* d'Afrique Centrale. Z. Säugetierkunde 30, 54—60.  
 TROUËSSART, E. L. (1897): Catalogus Mammalium, Berlin.  
 TULLBERG, T. (1893): Über einige Muriden aus Kamerun, Nov. Acta Reg. Soc. Upsala, Ser. III, 1—60.  
 VERHEYEN, W., and BRACKE, E. (1966): The influence of aging on the craniometrical characters of *Praomys jacksoni* (De Winton 1897). Proceedings of the Colloquium on African Rodents. Musée roy. de l'Afrique Centrale-Tervuren, Belgique Ann. Ser. In-8°, Sc. Zool. No 144.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. M. EISENTRAUT, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164

## Die externe Augenmuskulatur des Großen Tümmlers (*Tursiops truncatus*)<sup>1</sup>

Von ROSVITHA RUMMELD

*Aus der Universitätsaugenklinik Düsseldorf*

*Direktor: Professor Dr. med. H. Pau*

*Eingang des Ms. 5. 4. 1969*

### Einleitung

In den letzten Jahren ist den Delphinartigen — besonders dem Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*) von verschiedenen Zweigen der Wissenschaft Aufmerksamkeit entgegengebracht worden, vor allem seit es gelungen ist, diese Tiere in Gefangenschaft erfolgreich zu halten. Den Beschauer faszinieren Intelligenz und Bewegung der Tiere. Ihr Gesichtsausdruck wird im allgemeinen als freundlich empfunden, wobei dem Betrachter meist das Starre und Maskenhafte des Gesichtes gar nicht zum Bewußtsein kommt. Die Tiere zeigen keinerlei Mimik. Nur die Augen in ihrem Gesicht sind lebhaft. Im Gegensatz zu den Riesencetaceen hat der *Tursiops truncatus* im Verhältnis zur Körpergröße große Augen. Die Lider können unterschiedlich weit geöffnet und, wie wir beobachtet haben, nicht nur geschlossen, sondern regelrecht zugekniffen werden, wie bei intensivem Lichteinfall, bei Hornhaut- und Schnauzenberührung. Die Bewegungen des Augapfels sind nur gering und werden durch Hinwenden des Kopfes und

<sup>1</sup> Herrn Professor Dr. med. Dr. h. c. HUBERT MEESSEN zum 60. Geburtstag gewidmet.

Körpers zum fixierten Objekt unterstützt. Das Auge ist für den Großen Tümmler ein sehr wichtiges sensorisches Organ, wenn man an die Dressurleistungen der Tiere denkt, die neben dem akustischen Ortungsvermögen im wesentlichen durch optische Eindrücke vollbracht werden. Es soll im Folgenden auf die anatomische Beschaffenheit des Delphinauges, insbesondere die der Augenmuskeln und des umgebenden Drüsen- und Bindegewebes, sowie des die Orbita umgebenden Nebenhöhlensystems eingegangen werden.

### Material und Methode

Wir hatten Gelegenheit, die Schädel zweier Großer Tümmler (*Tursiops truncatus*) zu untersuchen, den eines jungen erwachsenen männlichen und den eines mehrjährigen weiblichen Tieres, von denen das eine infolge eines starken Befalles mit *Anasakis marinae* verstarb und das andere bei einem Unfall ertrank. Der Kopf der Tiere wurde bei der Sektion abgetrennt, ein Teil der Weichteile des Gesichtes abpräpariert und das Gehirn herausgenommen. Der gesamte Schädel wurde dann in Formalin fixiert. Es wurden der Inhalt der rechten und der linken Orbitae anatomisch präpariert.

### Befunde

Die Lider entstehen kontinuierlich aus der Außenhaut des Tieres und unterscheiden sich äußerlich nicht von der Farbe der übrigen Haut. Das Corium ist hier jedoch wesentlich schmäler als an den übrigen Körperpartien. Der Lidrand ist frei von Cilien, und es werden keine Tränenpünktchen beobachtet. Die Conjunctiva ist im formalinfixierten Zustand wechselnd blaß beige gefärbt, zur Hornhaut hin schließt sie mit einem schwarz-braunen Pigmentsaum ab. An der Conjunctiva palpebralis superior und inferior sowie besonders in der Überschlagsfalte finden sich zahlreiche makroskopisch sichtbare Drüsenausführungsgänge. Eine Nickhaut haben wir nicht gesehen. Die Hornhaut ist quer-oval und flach konvex. Die Vorderkammer ist sehr flach. Am frischen Präparat kann man ohne Hilfsmittel bereits die Papille unscharf erkennen auf Grund der starken Brechung des optischen Systems. Die Pupille ist rund, die Iris dunkel-braun-grau.

Nachdem die Dermis abpräpariert ist, trifft man auf eine zirkulär verlaufende Mus-

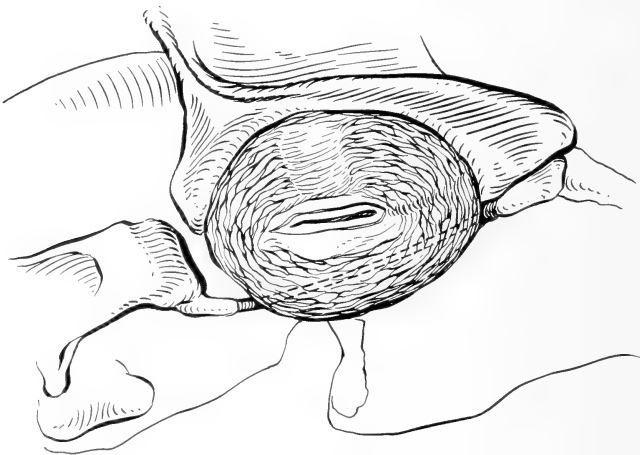
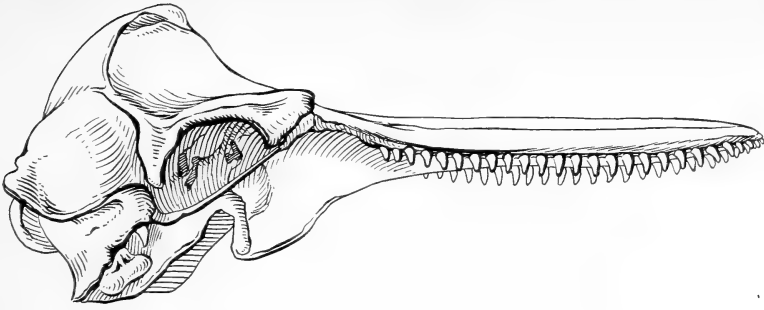


Abb. 1. Lagebeziehung des M. orbicularis oculi zur knöchernen Orbita

Abb. 2. Seitenansicht des Schädels des *Tursiops truncatus*

kelschicht von etwa 2 bis 3 mm Dicke (Abb. 1). Dieser *Musculus orbicularis oculi* hat eine elliptische Form. Im Bereich des Unterlides ist er durchgehend sehr kräftig, während seine Fasern in der Mitte des Oberlides von beiden Seiten her in ein derbes Bindegewebe auslaufen. Neben den zirkulär verlaufenden Muskelfasern finden sich auf der dem Bulbus zugewandten Seite zwei kräftige Bündel gestreckt verlaufender Fasern, die von den Lidwinkeln zum Orbitalrand ziehen.

Nach Entfernung des *M. orbicularis oculi* sieht man, daß der *Tursiops truncatus* keine vollständige knöcherne Augenhöhle besitzt (Abb. 2). Der Bulbus mit den Anhangsorganen und der Muskulatur ist dorsal vom *Os frontale*, *Os maxillare* und dem *Os zygomaticum* umgeben. Die ventralen Anteile des Auges ruhen auf einer schmalen Knochenleiste, dem *Processus zygomaticus*, der das *Os zygomaticum* mit dem *Os temporale* verbindet (Abb. 3). Der etwa dreieckige Boden der Orbita wird von einer dünnen Lage eines straffen, teils durch Muskelfasern verstärkten Bindegewebes gebildet, das rostral in das Periost des *Os zygomaticum*, des *Os maxillare* und des *Os frontale*, caudal in das des *Os frontale*, des *Os temporale* und des *Os sphenoidale* einstrahlt und um das *Foramen opticum* und die *Fissura orbitalis superior* einen gemeinsamen *Anulus fibrosus* bildet. Der trichterförmige Orbitalinhalt wird vollständig vom *M. levator palpebrae* umschlossen. Er entspringt von der erwähnten Bindegewebshülle im Bereich der Austrittsstelle der Augenmuskelnerven und der Augengefäße aus der Schädelhöhle und inseriert an einer breiten, dünnen Bindegewebsplatte in Ober- und Unterlid. Ein knorpeliger Tarsus wurde nicht beobachtet.

Unter den vorderen Anteilen des *M. levator palpebrae* ist ein mächtiger Drüsenkörper zirkulär um den Bulbus angeordnet (Abb. 4). Besonders dick ist er im Bereich der Orbitalwinkel. Hier zeigt der Muskel auf beiden Seiten eine rinnenförmige Impression, in der die wulstartigen Seitenteile des *M. orbicularis oculi* verlaufen. Der Drüsenkörper verjüngt sich von der Bindehautüberschlagsfalte bis zu den Lidrändern hin.

Unter dem Drüsenkörper werden die Ansätze von vier geraden und zwei schrägen Muskeln am Bulbus sichtbar. Der *M. obliquus inferior* entspringt an der Schädelbasis außerhalb der Bindegewebshülle des Augenstieles (Abb. 5a). Er

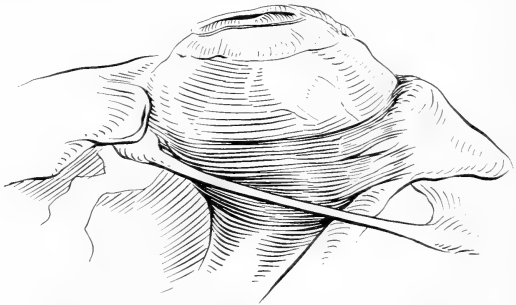
Abb. 3. Ventralansicht der Augenhöhle. Der bindegewebige Orbitalboden ist von einem schmalen *Processus zygomaticus* unterstützt



Abb. 4. Unter dem hochgeschlagenen M. levator palpebrae die zirkulär angeordnete Tränenrüse

läuft zum Orbitalrand, biegt hier rechtwinklig um und durchzieht den M. palpebralis ventral und senkrecht zu dessen Faserverlauf (Abb. 5 b). Er läuft über den M. rectus inferior und setzt caudal von der Vertikalachse am Bulbus an. Die Bindegewebsscheide des unteren schrägen Muskels wird durch die Bindegewebsplatte des Orbitalbodens gebildet, die sich, kurz bevor sie in das Periost einstrahlt, in zwei Lamellen teilt. Der M. obliquus superior entspringt an der Schädelbasis etwas weiter kranial vom unteren schrägen Augenmuskel. Er überkreuzt diesen, verläuft in einer eigenen derben, bindegewebigen Scheide zum Orbitalrand und biegt hier ebenfalls rechtwinklig um (Abb. 5 c). Er durchzieht — jetzt ohne besondere Hülle — den M. levator palpebrae und verläuft unter dem M. rectus superior. Wie der M. obliquus inferior inseriert er caudal von der Vertikalachse des Auges an der Sklera. Da die beiden Muskelscheiden am vorderen Orbitalrand enden, sind sie funktionell einer Trochlea gleichzusetzen.

Die geraden Augenmuskeln inserieren beim *Tursiops truncatus* in der gleichen Entfernung vom Äquator wie die schrägen. Sie zeigen mit Ausnahme des M. rectus medialis einen geringeren Querschnitt als die schrägen Muskeln. Ihren Ursprung nehmen die vier geraden Augenmuskeln ebenso wie der M. levator palpebrae von der Bindegewebshülle des Augestieles, jedoch weiter zum Foramen opticum hin. Im Bereich ihres Ursprungs sind sie präparatorisch nicht vollständig vom M. palpebralis zu trennen (Abb. 6).

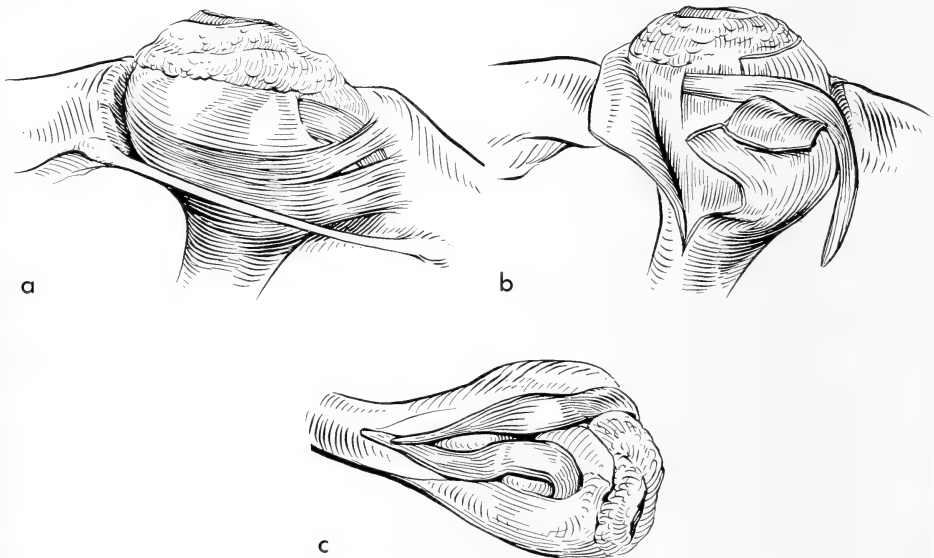


Abb. 5. Verlauf der Mm. obliqui — a. M. obliquus inferior von ventral mit trochleartiger Fixierung durch das Bindegewebe des Orbitalbodens — b. M. obliquus inferior in Lagebeziehung zum M. levator palpebrae und M. rectus inferior — c. Mm. obliqui von rostral gesehen

Die nächsttiefere Schicht besteht aus einem sehr derben Bindegewebe. Es umgibt zirkulär große Teile des Augensieles und ist nahe dem Orbitalrand seitlich der *Mm. medialis* und *lateralis* höckerartig verdickt. Von dieser Bindegewebsschicht ziehen Fasern schräg durch den *M. retractor bulbi* in die fibröse Hülle, die den *Nervus opticus* umgibt. Der *M. retractor bulbi*, der hinter dem Äquator mit kräftigen Muskelbündeln an der Sklera inseriert, entspringt unter dem *M. levator palpebrae* und den geraden Augenmuskeln trichterförmig am *Foramen opticum*.



Abb. 6. Bulbus und sogenannter Augensiel nach Aufklappen des *M. levator palpebrae* und Abtrennung der geraden Augenmuskeln

Die Nerven der Augenmuskeln ziehen nach Austritt aus der *Fissura orbitalis superior* durch eine bindegewebige Nische von ventro-caudal in den Augensiel. Der *N. oculomotorius* tritt, nachdem er einen Ast für den *M. rectus superior* abgegeben hat, von ventral unterhalb des *N. opticus* an die *Mm. recti inferior* und *medialis* heran. Der Nerv zieht durch diese Muskeln hindurch und erreicht in mehreren Zügen den *M. levator palpebrae*. Ein Ast des *N. oculomotorius* durchzieht ventral den *M. levator palpebrae* und tritt von außen an den *M. obliquus inferior* heran. Der *n. abducens* versorgt neben dem *M. rectus lateralis* auch den *M. retractor bulbi*. Der *N. trochlearis* tritt kurz nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle von außen an den *M. obliquus superior* heran. Die arterielle Versorgung des *Bulbus oculi* und der übrigen Strukturen der *Orbita* erfolgt durch das *Rete mirabile ophthalmicum internum*, das über Rückenmarkswundernetze nach GALLIANO et al. versorgt wird. Zusammen mit den Augenmuskelnerven zieht das *Rete* durch die *Fissura orbitalis superior* und bildet innerhalb der Hüllen des Augensieles das *Rete mirabile ophthalmicum externum*. Der venöse Abfluß erfolgt auf umgekehrtem Wege durch ein venöses Wundernetz.

Ein bindegewebiges, lufthaltiges *Cavernensystem* (Abb. 7) umgibt den Orbitalinhalt in seinen dorsalen und seitlichen Anteilen, während es auf der Ventralseite nur im Bereich des Augensieles zu finden ist. Dieses häutige System reicht bis in die Höhe der hinteren Zähne des Oberkiefers, bedeckt große Teile des *Os sphenoidale* und *parietale* und hat eine Verbindung zur *Bulla* des Ohres.

Ein vertikaler *Meridionalschnitt* durch das Auge zeigt beim *Tursiops truncatus* einen in Richtung der optischen Achse abgeflachten *Bulbus*. Die Sklera ist besonders im hinteren Anteil sehr dick und findet ihre Fortsetzung in der kräftigen Bindegewebshülle des *N. opticus*.

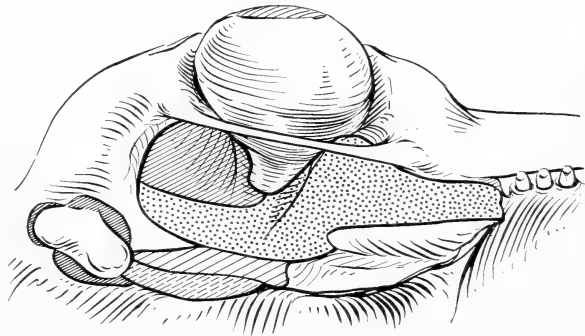


Abb. 7. Blick auf das rechte Auge von ventral. Schraffiert das Nebenhöhlersystem. Links unten das Innenohr

## Diskussion

Der Große Tümmler besitzt nur eine unvollständige knöcherne Orbita. Während Teile des Os frontale, maxillare und zygomaticum die dorsale Begrenzung bilden, besteht der Orbitalboden aus einem straffen Bindegewebe, unterstützt von einem schmalen Processus zygomaticus.

Der Bulbus wird von vier geraden und zwei schrägen Muskeln bewegt. Inwieweit der hinter dem Äquator inserierende *M. retractor bulbi* den Augapfel in die Augenhöhle zurückzuziehen vermag, ist nicht sicher zu beurteilen. Der *M. levator palpebrae* umgibt den gesamten trichterförmigen Orbitalinhalt. Er bewirkt eine unterschiedlich weite Öffnung der Lider. Während WEBER, PÜTTER und PILLERI et al. bei den großen Cetaceen ein Verschmelzen der *Mm. recti* mit dem *M. levator palpebrae* beschreiben, sind beim *Tursiops truncatus* beide Muskelgruppen gleichkräftig entwickelt und nur im Bereich ihres Ursprungs nicht völlig durch Präparation voneinander zu trennen.

Der Lidschluß erfolgt durch den elliptischen *M. orbicularis oculi*. NUSSBAUM, PÜTTER, ROCHON-DUVIGNEAUD sowie HOSOKAWA halten Auge und Lider der Wale für immobil und sprechen von einer Rückentwicklung der oculomotorischen Funktion, wobei die Muskulatur eine Druck- bzw. Temperaturregelfunktion haben soll. Aus eigener Lebendbeobachtung des *Tursiops truncatus* und aus Untersuchungen von LILLY sowie SLIJPER geht jedoch hervor, daß die Augen- und Lidmuskulatur dieses Tieres ihre ursprüngliche Funktion beibehalten hat.

Anstelle eines lockeren, leicht komprimierbaren und verschieblichen Fettgewebes der Orbita findet sich bei den untersuchten Tieren ein kräftiges Bindegewebe von fast knorpelharter Beschaffenheit zwischen den einzelnen Muskelschichten. Bei den Pinnipediern — Phociden sowie Otariden — beobachteten wir kein solches festes Orbitalgewebe. Bei diesen Tieren fanden wir neben der Muskulatur ein lockeres Binde- und Fettgewebe, wie es auch bei anderen Säugern gesehen wird (E. MOHR).

Die Nervenversorgung der Augenmuskulatur entspricht der beim Menschen und den übrigen Säugern. Die Augenmuskelnerven treten durch die Fissura orbitalis superior in den Augenstiel ein, während der *N. opticus* durch das Foramen opticum zieht.

Die besondere Art der Blutversorgung des Auges über Wundernetze des Rückenmarkskanals verhindert, daß die intraoculären und besonders die retinalen Gefäße beim plötzlichen Anstieg des Außendruckes kollabieren. Eine Blutzufuhr zum Auge über eine von der *A. carotis interna* abgehende *A. ophthalmica interna* oder über eine aus der *A. maxillaris interna* abgehende *A. ophthalmica externa* (PRINCE et al.) haben wir nicht beobachtet.

Der zirkulär um das Auge angeordnete mächtige Drüsenkörper produziert — wie wir am lebenden Tier beobachten konnten — reichlich zähflüssiges Sekret, das die Hornhaut offenbar vor den Einwirkungen des Seewassers schützt.

Cilien und beim Leben im Wasser überflüssig gewordene ableitende Tränenwege fehlen.

Die physiologische Bedeutung des ausgedehnten Nebenhöhlensystems, das das Auge teilweise umgibt, vermögen wir nicht zu deuten. Möglicherweise dient es auch dazu, Druckschwankungen auszugleichen.

Als Anpassung an die veränderten Druckverhältnisse unter Wasser muß auch die starke Dickenzunahme der Sklera am hinteren Pol (MATTHIESSEN, PILLERI) und ihr Übergang in eine kräftige Bindegewebsscheide des *N. opticus* angesehen werden. SLIJPER nimmt an, daß die Abflachung des vorderen Bulbusabschnittes ebenfalls mit dem verstärkten Außendruck unter Wasser zusammenhängt.



## Zusammenfassung

Der Aufbau des Orbitalinhaltes des Großen Tümmlers (*Tursiops truncatus*) wird nach anatomischer Präparation beschrieben. Besonders wird auf den Verlauf der externen Augenmuskulatur eingegangen. In der Orbitalhöhle findet sich anstelle eines Fett- oder lockeren Bindegewebes ein sehr derbes Bindegewebe. Auf Besonderheiten der Lider, der Tränendrüse und der Blutversorgung wird eingegangen.

## Summary

*The Extraocular Muscles of the Bottle Nose Dolphin (Tursiops truncatus)*

The orbital contents of the Bottle-nosed Dolphin are dissected and described. Emphasized is the architecture of the external ocular muscles. The orbita contains instead of adipose or soft connected material a collagen rich connective tissue. The structures of the eyelids, the lacrimal glands and the specialized blood supply are emphasized.

## Literatur

- GALLIANO, R. E., MORGANE, P. J., MCFARLAND, W. L., NAGEL, E. L., and CATHERMAN, R. (1966): The anatomy of the cervicothoracic arterial system in the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) with a surgical approach suitable for guided angiography. *Anat. Record* **155**, 325—337.
- HOSOKAWA, H. (1951): On the extrinsic eye muscles of the whale. *Scient. Rep. Whales Res. Inst. (Tokyo)* **6**, 1—33.
- LILLY, J. C. (1963): *Mens en Dolfijn. Contact* (Amsterdam).
- MATTHIESSEN, L. (1886): Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische. *Pflüger's Arch.* **38**, 521—528.
- MOHR, E. (1952): Über die Robben der Europäischen Gewässer. *Monographien der Wildsäugtiere XII*, 62—66.
- NUSSBAUM, M. (1899): Entwicklung der Augenmuskulatur bei den Wirbeltieren. *Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn*, 23—26.
- PILLERI, G., und WANDELER, A. (1964): Ontogenese und funktionelle Morphologie des Auges des Finnwals, *Balaenoptera physalus* LINNAEUS (Cetacea, Mysticeti, Balaeopteridae) *Act. anatom. (Suppl. I ad vol. 54)*.
- PÜTTER, A. (1903): Die Augen der Wassersäugetiere. *Zool. Jahrb.* **17**, 99—402.
- PRINCE, J. H., DIESEM, C. D., EGLITIS, J., and RUSKELL, G. L.: *Anatomy and histology of the eye and orbit in domestic animals*. Charles C. Thomas Publisher, (Springfield) ILLINOIS.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A. (1939): L'oeil des Cétacés. *Arch. Museum Hist. (Paris)*, 57—90.
- (1943): *Les yeux et la vision des vertébrés*. Masson et Cie., Editeurs (Paris).
- SINCLAIR, J. C. (1967): Cerebral vascular system and ocular nerves of dolphin (*Stenella*) embryos. *Texas Reports on Biol. and Medicine* **25**, 559—571.
- SLIJPER, E. J. (1962): *Whales*. Hutchinson (London).
- WEBER, M. (1886): *Studien über Säugetiere*, 114—115.

*Anschrift der Verfasserin:* Dr. ROSVITHA RUMMELD, Universitätsaugenklinik, 4 Düsseldorf

# Der Pottwal (*Physeter catodon* Linnaeus, 1758) von Westerhever/Eiderstedt

Einige Bemerkungen zur Strandung eines Pottwales am 3. April 1969

VON WOLFHART SCHULTZ

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel — Direktor Prof. Dr. Dr. W. Herre*

*Eingang des Ms. 23. 10. 1969*

Nach einer Übersicht, die ERNA MOHR 1967 in der Zeitschrift für Säugetierkunde (Bd. 32, 107 bis 113) veröffentlichte, wurden an den deutschen Nordseeküsten seit dem Ende des 18. Jahrhunderts keine Pottwale mehr beobachtet. Aus älterer Zeit ist ein Fund aus dem Jahre 1575 (Tondern) bekannt geworden; es folgte im 17. Jahrhundert ein weiterer (Pellworm, 1604), während aus dem 18. Jahrhundert vier Strandungen überliefert sind (1721 und 1768 in der Elbe, 1723 bei Neuwerk und 1738 bei St. Peter). Erst 200 Jahre später wurde wieder ein Pottwal vor unserer Nordseeküste gesichtet, und zwar am 3. April 1969 einige Seemeilen nordwestlich des Westerhever Leuchtturmes. Es war ein ausgewachsener Bulle, der mit dem Flutstrom zwischen die der Küste vorgelagerten Sände geraten war, bei fallendem Wasser nicht mehr den Weg ins Meer zurückfand und deshalb nach kurzer Zeit unter der Last seines eigenen Körpergewichtes ersticken mußte. Nachdem das Tier mit Kuttern an die auch für große Fahrzeuge zugängliche Sandbank von St. Peter-Ording geschleppt worden war, konnte



Abb. 1. Pottwalstrandung 1598 bei Scheveningen/Holland (Kupferstich von G. v. d. GOUWEN)  
(Hier aus MÜNZING 1968)



*Abb. 2. Pottwalstrandung 1969 bei St. Peter-Ording/Eiderstedt*

das Skelett mit Hilfe der Bundeswehr von Angehörigen des Instituts für Haustierrkunde für die Universität Kiel geborgen werden, wo es im Bereich des geplanten neuen Biologenzentrums aufgestellt werden soll. Es wäre dann erstmalig möglich, an einem zoologischen oder naturwissenschaftlichen Institut der Bundesrepublik ein vollständiges Pottwalskelett zu sehen.

Betrachtet man das Vorkommen von Pottwalen auch an anderen europäischen Küsten, so scheint es kein Zufall zu sein, daß in den letzten beiden Jahrhunderten weniger Berichte über Strandungen vorliegen als aus den Jahrhunderten davor. Es ist jedenfalls fast mit Sicherheit auszuschließen, daß jemals die Strandung eines Pottwales übersehen oder nicht bekannt geworden ist (wenn auch wohl noch nie ein Pottwal bei Reportern von Presse, Rundfunk und Fernsehen ein derartiges Interesse gefunden und eine so große, in die Zehntausende gehende Zahl von Schaulustigen angelockt hat, wie dieser Eiderstedter Pottwal). Auch eine Verwechslung mit einer anderen Walart ist praktisch nicht möglich. Sein riesiger, in der Seitenansicht kastenförmiger Kopf, der über ein Drittel der gesamten Körperlänge ausmacht, ist unter allen Walarten eine einmalige Erscheinung.

Betrachten wir die an die deutschen Küsten angrenzenden Gebiete, so finden wir hier ein ähnliches Bild: In den Niederlanden strandeten zwischen 1531 und 1788 mindestens 35 Pottwale, seither gerieten nur im Jahre 1937 zwei Tiere bei Terneuzen auf Grund, an der flämischen Küste waren es seit 1762 drei Tiere (zwei im Jahre 1937 bei Dünkirchen, eines im Jahre 1954 bei De Panne); in Dänemark wurden seit 1767 ein Pottwal 1941 bei Hirthals und fünf weitere im Dezember 1949 bei den Inseln Fanø und Nanø nördlich von Sylt festgestellt. Aus der Ostsee liegen überhaupt nur zwei Nachweise vor. In Chroniken des 13. und 15. Jahrhunderts werden zwei gestrandete Pottwale wegen ihrer riesigen Ausmaße und des eigenartigen Aussehens erwähnt und als üble Vorzeichen gedeutet. Etwas häufiger scheinen die Pottwale in Großbritannien vorzukommen, doch sind auch hier trotz besonders intensiver Nachforschungen in unserem Jahrhundert an der englischen und schottischen Nordseeküste nur drei Funde festgestellt worden (1913, 1917, 1937), während aus früherer Zeit mindestens ein Dutzend Fälle bekannt sind. Es ist schwer zu sagen, worauf dieser Rückgang zurückzuführen ist. Zunächst könnte man an den Walfang denken und die Ursache in einer überstarken Bejagung sehen. Die stärkste Bejagung des Pottwales erfolgte im Atlantik während des 18. und in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Als aber das Pottwalöl in seiner Bedeutung für Beleuchtungszwecke vom Petroleum abgelöst wurde, kam der Walfang fast völlig zum Erliegen, und der Bestand an Pottwalen erholte sich wieder recht gut. Als zu Anfang dieses Jahrhunderts neue Verwendungsmöglichkeiten für das Pottwalöl, das nicht für die menschliche Ernährung verwendbar ist, gefunden wurden (Waschmittelindustrie, Pharmazie, Kosmetik, als technisches Schmiermittel und Grund-

stoff für Lederpflege), setzte der Pottwalfang wieder ein und erreichte nach dem zweiten Weltkrieg Höhen von insgesamt über 20 000 Stück jährlich.

Die Nordsee hat allerdings im Pottwalfang nie eine Rolle gespielt, sie liegt außerhalb des eigentlichen Areals dieser Art, dessen Grenzen im Atlantik etwa mit dem 40. Grad nördlicher und südlicher Breite zu umreißen sind. Allgemein wird angenommen, daß diese Grenzen nur von alten männlichen Tieren überschritten werden. Da der Pottwal polygam lebt, wird eine große Zahl erwachsener Bullen vom Rudel abgeschlagen,



Abb. 3. Der mit starken kegelförmigen Zähnen besetzte Unterkiefer (der 5. Zahn links wurde gestohlen)

gen, sie vereinigen sich bisweilen zu sogenannten Schulen und ziehen oft weit nach Norden bzw. Süden. Es ist anzunehmen, daß die fünf Tiere, die 1937 an der flämischen, holländischen und englischen Küste strandeten, zu einer solchen Gruppe gehörten. Im Jahre 1723 waren es sogar 21 Pottwale, die vor Neuwerk auftauchten. Soweit es nachzuprüfen war, sind jedenfalls alle in der Nordsee gestrandeten Pottwale — wie auch der Westerhever — männlichen Geschlechts gewesen. Die Ansicht, daß nur männliche Tiere abwandern, wird auch bestätigt durch die Walfangstatistik von Süd-Georgien, wo nach Untersuchungen von MATTHEWS ausschließlich männliche Tiere angelandet wurden. Andererseits wurde 1916 an der westirischen Küste ein neugeborenes Jungtier gefunden, dessen Mutter sich also in der Nähe aufgehalten haben muß. Nach Aussagen alter Walfänger (MILLAIS, 1906) sollen im Nordatlantik auch Herden mit Tieren beiderlei Geschlechts vorkommen. Die männlichen Tiere würden zwar überwiegen. Normalerweise werden die stärksten Tiere herausgeschossen, und da die Weibchen wesentlich kleiner sind (ihr Gewicht beträgt etwa nur ein Fünftel von dem älteren Bullen; im Unterschied zu den großen Bartenwalen, bei denen die Weibchen etwas stärker sind), erscheinen auf den Fanglisten fast nur männliche Tiere. (Erst seit 1938 ist es gesetzlich verboten, weibliche Tiere, d. h. Tiere unter einer Gesamtlänge von 10,62 m, zu fangen, um einem Raubbau vorzubeugen).

Unklar ist auch die Ursache für die Wanderungen. Sie sind zu unregelmäßig, als



Abb. 4. Von oben gesehen wird der asymmetrische Bau des eigenartig geformten Pottwalschädels sichtbar (in der Mitte der große, linke Nasengang)

daß sie mit den für die Vertreter der Gattung *Balaenoptera*, insbesondere für den Blau- und Seiwal normalen Frühjahrs- und Herbstzügen zu vergleichen wären. Diese sind durch die englische Bezeichnung feeding migration and breeding migration funktionell umschrieben und weitgehend erklärt. Allerdings glaubt FRASER (1937), daß z. B. auch das Vorkommen von Pottwalen und gemeinen Delphinen im Januar und Februar 1937 gekoppelt war mit einer Cephalopodeninvasion zu jener Zeit.

Obwohl das absolute Alter von Walen sehr schwer zu bestimmen oder

abzuschätzen ist, läßt sich auf Grund verschiedener Merkmale zumindest sagen, daß es sich bei dem Eiderstedter Pottwal um einen bereits recht alten Bullen gehandelt hat. Nach BEALE sind „alte Bullen . . . grundsätzlich unmitelbar über dem Vorderteil des Oberkiefers grau, deshalb werden sie auch als ‚grauköpfig‘ bezeichnet.“

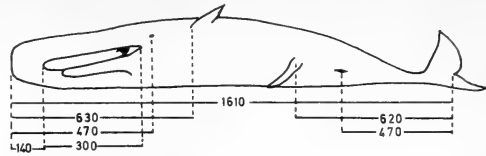


Abb. 5. Die wichtigsten Längenmaße des Westerhever Pottwales

Dies ist nicht zu verwechseln mit der hellen „Schrafferung“ auf dem Kopf, die ebenfalls zu beobachten war, die aber Schrammen und Verletzungen darstellen, die normalerweise durch die Tintenfische — die hauptsächlichsten Beutetiere des Pottwales — verursacht sind. Einen deutlichen Hinweis auf das Alter gibt jedoch ein Vergleich einzelner Meßwerte. MATTHEWS konnte 1938 Meßreihen von 81 Pottwalen aufstellen (67 ♂♂, 14 ♀♀). Dabei zeigt sich, daß bei alten Bullen, gegenüber Jungtieren, mit zunehmender Gesamtlänge die Maße der hinteren Körperregionen relativ abnehmen, die des Kopfbereiches dagegen relativ zunehmen. Dem entspricht auch, daß bei dem Grönlandwal, der Art mit den absolut größten Kopfmaßen, die Kopflänge bei Jungtieren etwa ein Drittel, bei älteren Tieren zwei Fünftel der Gesamtlänge ausmachen soll.

Die Zahl der Zähne war überdurchschnittlich groß, sie betrug auf beiden Seiten 25. MATTHEWS fand bei 52 untersuchten ♂ Tieren maximal 27 und im Durchschnitt nur 22 jederseits. Irreguläre Zähne wurden im Oberkiefer nicht gefunden, können aber eventuell auch übersehen worden sein. Die beiden Beckenknochen hatten die normale Form, ohne Andeutung von Extremitätenresten (vgl. DEINSE, 1954). Im Magen waren lediglich einige stark verdaute Fischreste vorhanden. Ambra, das berühmte „schwimmende Gold“, wurde nicht gefunden!

Tabelle 1

Die wichtigsten Maße des Pottwales von Westerhever  
(in Metern)

		Variationsbreite <sup>1</sup>	0/ der Gesamtlänge	Variationsbreite <sup>1</sup>
Gesamtlänge	16,00	15,—16,00	100	100
Vord. Kopfende — Brustflosse	6,30			
Vord. Kopfende — Maulspaltenwinkel	4,40	3,32— 4,50	27,5	16,12—27,72
Vord. Kopfende — Auge	4,70	4,15— 5,23	29,4	27,41—38,49
Schnauzenlänge	3,00			
Vord. Kopfende — vord. Ende des Buckels	9,80			
Fluke (Kerbe) — After	4,70	4,20— 5,40	29,4	26,18—32,79
Fluke (Kerbe) — Penis	6,20			
Penislänge	1,90			
After — Penis	1,50	1,45— 2,20	9,4	9,46—14,10
Breite d. Fluke	3,60			
Größter Umfang	ca. 9,60			

<sup>1</sup> Angaben nach MATTHEWS (1938). Die Maße beziehen sich auf ♂ Tiere von 15 bis 16 m Länge.

Tabelle 2

Durchschnittliche Längenmaße bei männlichen Pottwalen  
(n. MATTHEWS, 1938)

Gesamtlänge		10—11	11—12	12—13	13—14	14—15	15—16	16—17	17—18
Mittelkerbe der Fluke — After	Anzahl	1	2	2	6	10	25	12	7
	absol. Länge	3,35	3,35	3,85	4,05	4,30	4,50	4,66	4,78
	% der Gesamtlg.	31,00	30,15	31,55	29,63	29,63	28,67	28,54	27,68
After — Penis	Anzahl	1	1	2	5	10	24	12	7
	absol. Länge	1,60	1,40	1,50	1,64	1,70	1,79	1,89	1,84
	% der Gesamtlg.	14,80	11,85	12,10	12,13	11,63	11,48	11,64	10,67
Vorderende des Kopfes — Auge	Anzahl	1	2	2	5	6	17	9	6
	absol. Länge	2,56	2,88	3,00	3,68	3,35	4,60	4,78	4,35
	% der Gesamtlg.	23,65	24,28	24,57	27,00	26,46	29,78	29,11	30,06
Vorderende des Kopfes — Unterkiefer- spitze	Anzahl	1	1	2	3	6	19	9	6
	absol. Länge	2,05	2,30	2,42	3,19	3,23	3,84	4,14	4,35
	% der Gesamtlg.	18,95	19,50	19,87	23,13	22,31	24,79	25,20	25,31

## Zusammenfassung

Am 3. 4. 1969 wurde erstmals nach 200 Jahren an der deutschen Nordseeküste ein Pottwal (*Physeter catodon* LINNAEUS, 1758) gesichtet. Das Tier war im Wattenmeer nordwestlich von Westerhever/Eiderstedt gestrandet. Entsprechend seiner Größe und den Proportionsverschiebungen, wie sie MATTHEWS auf Grund von Serienuntersuchungen herausfand, handelt es sich um ein altes Tier. Geschlecht: männlich, wie bei allen Strandungen an europäischen Küsten. Es wird auf die Verbreitung des Pottwals in Europa während der letzten Jahrhunderte eingegangen.

Das vollständige Skelett befindet sich im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel.

## Summary

*The Spermwhale (Physeter catodon Linnaeus, 1758) from Westerhever/Eiderstedt*

For the first time since 200 years a spermwhale (*Physeter catodon*, LINNAEUS, 1758) was found at the German North-Sea coast on the 3rd. of April 1969. The animal was stranded on the shoals northwest of Westerhever/Eiderstedt. According to the proportional measurements (after MATTHEWS) is was an adult specimen. Sex: male, as in all recorded cases of European coasts. The distribution of the spermwhale during the last centuries is discussed. The complete skeleton is kept in the „Institut für Haustierkunde“, University of Kiel, West-Germany.

## Literatur

- BEALE, T. (1839): Natural History of the Sperm Whale, London.  
 BONDESEN, P. (1951): Danmark fanger hvaler in: Natur of Museum 1951, S. 3—10.  
 DEINSE, A. V. VAN (1918): Over de Potvisschen in Nederland gestrand tusschen de Jaren 1531/1788. Zool. Meded. Mus. Nat. Hist., Leiden, Deel IV, Afl. 1, p. 22.  
 — (1931): De Fossiele en recente Cetacea van Nederland (Diss. Utrecht) Amsterdam 1931.  
 — (1946): De recente cetacea van Nederland van 1931 en met 1944. Zoolog. Mededelingen Vol. 26, 139—210.

- (1954): Pelvic Bones of *Physeter macrocephalus* L. Zool. Mededelingen Rijksmuseum Natuurl. Hist. Leiden, XXX III, No 4, 1954.
- FRASER, F. C. (1937): Common Delphins in the North Sea. Scottish Naturalist, July—Aug. 1937. 153—157.
- (1946): Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1933 to 1937, London, British Museum Natural History.
- FREUND, L. (1932): Cetacea. In: Grimpe und Wagler: Tierwelt der Nord- und Ostsee, XII, H. 1.
- HARMER, S. F. (1927): Report on cetacea stranded on the British coasts from 1913 to 1926, British Museum, London.
- JAPHA, A. (1908): Zusammenstellung der in der Ostsee bisher beobachteten Wale. Schr. Phys. — Ökonom. Ges. Königsberg, IL, H. 2, 119—189.
- KREIL, A., und BÜTTNER, W. (1962): Untersuchungen an den Zähnen des Pottwales (*Physeter macrocephalus* L.) Sitzungsberichte Ges. Naturf. Freunde zu Berlin N. F. 2, H. 3, 109—118.
- LEPKSAAR, J. (1966): Zahnwalfunde in Schweden Bijdragen tot de Dierkunde, Amsterdam 36, 3.
- MATTHEWS, L. HARRISON (1938): The Sperm Whale. *Physeter catodon* Discovery Reports, Vol. XVII, 93—168, Cambridge.
- MILLAIS, J. G. (1906): The Mammals of Great Britain and Ireland. III, 1906, 215—348 (Cetacea).
- MOHR, E. (1931): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins, Altona 1931.
- (1935): Historisch-zoologische Walfischstudien. Nordelbingen 11, Flensburg 1935, 335—391.
- (1967): Pottwale an den deutschen Nordseeküsten. Z. Säugetierkunde 32, 2, S. 107—113.
- MÜNZING, J. (1968): Der historische europäische Walfang in der Druckgraphik des 17. und 18. Jahrhunderts. Jb. Altonaer Museum in Hamburg, 6. Bd.
- NORMAN, J. R., und F. C. FRASER (1963): Riesenfische, Wale und Delphine, Hamburg 1963, Parey-Verlag.
- SCHUBERT, K. (o. J.): Über das Vorkommen des Pottwales (*Physeter macrocephalus* L.) an der Peruküste.
- SCHULTZ, W. (i. Dr.): Über das Vorkommen von Walen in der Nord- und Ostsee, Zoologischer Anzeiger.
- DE SMET, W. M. A. (i. Dr.): Aus einer Arbeit über „Die Cetaceen der flämischen Küste.“
- TOWNSEND, C. H. (1935): The Distribution of Certain Whales as shown by Log-book Records of American Whaleships. Zoologica 19, 1—50.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. WOLFHART SCHULTZ, Institut für Haustierkunde, 2300 Kiel, Neue Universität, Olshausenstr. 40—60

## Notiz über eine Steißgeburt beim Flußpferd (*Hippopotamus amphibius* Linné). Einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate des Frankfurter Flußpferdpaares

VON ROSL KIRCHSHOFER

*Aus dem Zoologischen Garten Frankfurt am Main — Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Grzimek*

*Eingang des Ms. 12. 9. 1969*

Obwohl verschiedene Autoren bereits ausführlich über die Geburt beim Flußpferd (*Hippopotamus amphibius* Linné) berichtet haben (SLIJPER 1960, S. 70), wurde niemals eine Steißlage beobachtet. Diese Eindeutigkeit der Befunde hinsichtlich der Geburtslage veranlaßte SLIJPER an anderer Stelle derselben Arbeit zu der Aussage: „Die

<sup>1</sup> Ich danke den Tierpflegern KEIL, BRUZDZIAK und LUMMER sowie dem Schüler GÖTZ NEUBÜSER für ihre Mithilfe.

Geburt an Land bietet übrigens für Nilpferde in dieser Hinsicht keine Schwierigkeit, da sie stets in Kopflage erfolgt“ (1960, S. 79). Allerdings berichtet TEUSCHER (1937, S. 557), daß die letzte Geburt vom Zwergflußpferd (*Choreopsis liberiensis*) Morton im Münchener Tierpark eine Steißgeburt war, aber ohne Schwierigkeiten vonstatten ging. STEINEMANN (zit. in SLIJPER 1960, S. 70) beobachtete bei einem am 15. 2. 1955 in Basel geborenen Zwergflußpferd ebenfalls eine Steißlage.

Im Hinblick auf das bisher Bekannte hinsichtlich der Geburtslage beim Flußpferd erscheint es daher berechtigt, eine von mir im Frankfurter Zoo beobachtete Steißlage zu schildern und hinsichtlich des Alters der Elterntiere, der Geburtenanzahl der Mutter und der geschätzten natürlichen Geburtenrate bei Flußpferden zu diskutieren<sup>1</sup>.

## 1. Das Frankfurter Flußpferdpaar und sein Nachwuchs<sup>2</sup>

Das Weibchen „Gretel“ wurde im Jahre 1937 von der Tierhandelsfirma RUHE für den damaligen (alten) Nürnberger Zoo erworben. Als vermutliches Geburtsjahr des Tieres wurde 1935 oder 1936 angegeben. „Gretel“ gebar im Jahr 1941 ihr erstes Junge (alles lt. schriftl. Eintragung im Zoo Nürnberg, weitergegeben von Dir. Dr. SEITZ). Der Frankfurter Zoo erwarb „Gretel“ aus Nürnberg am 25. 8. 1951. Sie wurde am 29. 8. 1951 in unserem Zoo zum ersten Male gedeckt und gebar am 25. 4. 1952 ihr zweites Junge (erstes im Frankfurter Zoo) komplikationslos. Ebenso erfolgten elf weitere Geburten hier ohne nennenswerte Schwierigkeiten (siehe dazu die Tabelle 1) in Kopflage. Die 13., eine Steißgeburt dauerte sehr lange, und das Weibchen quälte sich dabei sehr. Die aus dem ersten Deckdatum und dem ersten Geburtsdatum errechenbare Tragzeit beträgt annähernd acht Monate oder genau 239 Tage minus 4 bis 10 Tage Brunstdauer (nach KERBERT 1922, zit. in TEUSCHER 1937), in denen vielleicht ebenfalls gedeckt wurde. Sie stimmt mit den Angaben von TEUSCHER (1937) überein, der nach verschiedenen Autoren eine mögliche Schwankungsbreite von 230 und 243 Tagen mit einem Mittel von 234 Tagen angibt.

Das Männchen „Toni“ wurde am 8. 5. 1940 vom Zoo München erworben. Nach Hellabrunner Angaben soll er entweder am 24. 7. oder am 1. 8. 1938 mit einem Gewicht von 7 Zentnern angekauft worden sein. Er ist der Vater zu allen 13 im Frankfurter Zoo gezüchteten Jungen.

„Toni“ war zur Zeit der ersten fruchtbaren Begattung von „Gretel“ mindestens fünfzehnjährig, „Gretel“ fünfzehn- oder sechzehnjährig. Sie hatte eine zehnjährige Gebärpause hinter sich.

Die Geburten folgten sich im mittleren Abstand von 1,5 Jahren. Oft säugte „Gretel“ noch, wenn sie bereits neu belegt wurde.

Das Geschlechterverhältnis der Jungtiere aus der Frankfurter Zucht ist sechs Männchen zu sieben Weibchen.

## 2. Geburtsverlauf

Am 30. 7. 1969 brachte die Flußpferdfrau „Gretel“ im Frankfurter Zoo ihr soweit bekannt 14. Junge, ein Männchen „Fritz Kahlo“<sup>3</sup> erstmals in Steißlage zur Welt. Siehe dazu das Geburtsprotokoll:

<sup>2</sup> Die Angaben über die Herkunft des Flußpferdpaares und das erste Deckdatum wurden der Zookarte entnommen. Diese wird von R. FAUST geführt.

<sup>3</sup> Dieses, und das vorletzte Junge, wurden zu Ehren der altgedienten Frankfurter Tierpfleger nach den beiden letzten Revierwärttern im Elefantenhaus FRANZ ECK und FRITZ KAHLO benannt.



Die Frankfurter Flußpferdzucht

Vater: „Toni“, geb. 1938  
 Mutter: „Gretel“, geb. 1935 (1936)

Beider Nachwuchs

Olga	25. 4. 1952	nach Zoo Tokio (Japan)
Bembel	10. 9. 1953	nach Zoo Kansas City (USA)
Renate	27. 11. 1954	nach Zoo Evansville (USA)
Amema	30. 10. 1955	nach Zoo Karlsruhe (DBR)
Auro Poku	14. 4. 1957	nach Zoo Hannover (DBR)
Georg	22. 7. 1958	nach Zoo Kronberg (DBR)
Banagi	4. 10. 1959	nach Zoo Monrovia (Liberia)
Lerai	22. 11. 1960	nach Zoo Khartoum (Sudan)
Kaguna	14. 8. 1962	nach Zoo Buenos Aires (Argentinien)
Eintracht	28. 10. 1964	nach Zoo Longleat (England)
Brunhilde	26. 6. 1966	nach Zoo Longleat (England)
Franz Eck	19. 8. 1967	nach Firma Ruhe
Fritz Kahlo	29. 7. 1969	noch Zoo Frankfurt

30. 7. 1969

- 8.15 Tierpfleger KEIL entdeckt beim Betreten des Flußpferdhauses, daß aus der leicht geschwellenen Vulva des Weibchens eine lange, weißliche Eihautfahne herabhängt. Das Weibchen wirkt unruhig. Das Wasser des Badebeckens ist dick mit Schaum bedeckt. Der Tierpfleger verständigt Oberwärter und Inspektor.  
 Beginn meiner Beobachtungen:
- 8.55 Nach wie vor hängt der etwas über einen Meter lange Eihautstreifen aus der Geschlechtsöffnung. Dies bedeutet, daß mindestens eine der Eihüllen bereits geplatzt sein muß. Das Weibchen wandert unruhig hin und her, gelegentlich legt es sich auf die Seite, oder es pustet Luft unter Wasser aus. Im Gegensatz zu seinem sonstigen Verhalten greift es den Tierpfleger an, als dieser mit einer Metallstange den verstopften Abfluß säubern will. Es beißt in die Metallstange, so daß der Versuch aufgegeben werden muß.
- 9.13 Sie atmet mit weit offenen, förmlich „vorgestülpten“ Nüstern schwer bei weit aufgerissenen, hervorquellenden Augen. Jetzt sind auch Wehen erkennbar. Sie verlaufen von vorne nach hinten über den Körper; dabei buchtet sich die uns zugekehrte rechte Flanke im hinteren Körperdrittel jeweils deutlich aus, und das ganze hintere Körperdrittel wird ein Stück aus dem Wasser gehoben.
- 9.30 Sie legt sich wieder auf die Seite und wälzt sich im Wasser. Aus dem Gesichtsausdruck bei den Wehen und diesem Verhalten gewinnt man den Eindruck, daß sie arge Schmerzen leidet.
- 10.25 Die beiden Hinterbeine der Frucht treten aus, doch erst um
- 11.15 wird das Kind in zwei weiteren Schüben — erst werden der mittlere Körperteil, dann erst Vorderbeine, Schulter und Kopf — geboren. Das Junge schwimmt sofort und hat beim ersten Auftauchen die Augen offen. Es kann die Ohren stellen und einseitig im raschen Wirbel drehen, wie die Erwachsenen. Es hat auf der rechten Wange eine blutende Verletzung.  
 Das Weibchen wirkt erschöpft. Er drängt das Junge mit dem Kopf zum Ausstieg aus dem Becken, wo dieses sich halb selbst halten kann, halb wird es von der Mutter mit dem Kopf gestützt.
- 11.30 Das Weibchen hat immer noch Wehen. Dabei zieht sich ihr Körper leicht von hinten nach vorne zusammen.
- 11.55 Das Junge sucht saugend am Kopf der Mutter. Diese hat immer noch Wehen und verliert zeitweilig Blut. Die „Eihautfahne“ vom Morgen hängt unverändert aus der Vulva.
- 12.00 Das Junge wurde mit dicken weißen Eponychien geboren. Diese beginnen jetzt abzuplatzen und stellenweise wie kleine Würste abzustehen.
- 13.20 Als ich vom Essen wiederkomme, liegt sie so, daß das Kind zwischen ihr und der hinteren Wand liegt. Wiederum stützt sie seinen Hinterkörper mit ihrem Kopf.
- 14.10 Es setzen erneut stärkere Wehen ein, schubartig in Abständen von 1 bis 2 Minuten. Dabei reißt sie die Augen weit auf und öffnet die Nüstern — „saugende“ Atemzüge. Zwischen den Wehen fallen ihr immer wieder die Augen zu, doch wird sie durch die sichtlich sehr schmerzhaften Wehen eindeutig am Einschlafen gehindert.

- 14.37 Das Kind versucht, über den Kopf der Mutter hinweg ins freie Wasser zu klettern. Als dies nach mehrmaligem Versuch gelingt, folgt die Mutter sofort nach und schiebt dann das Kind quer durch das Becken in die frühere Lage zurück.
- 14.46 Das Junge wiederholt dasselbe Ausbruchsmanöver, doch diesmal und bei späteren Versuchen zieht das Weibchen rechtzeitig den Kopf unter dem Kind weg, so daß es in die von der Mutter ausgewählte Lage zurückfällt.
- 14.50 Das Weibchen verliert immer noch Blut, das in dicken, geformten Gerinnseln austritt. Wehen.
- 15.45 Starke Hinterleibskrämpfe. Das Kind setzt seine erfolglosen Ausbruchsbemühungen (Hunger?) fort.
- 16.00 Abbruch der Beobachtungen: Die Nachgeburt ist noch nicht ausgetreten. Das Junge hat noch nicht getrunken.

## 31. 7. 1969

- 7.30 Das Weibchen hat immer noch die Eihautfahne anhängen. Sie war nachts nicht aus dem Badebecken im Stall. Dieser und das dort bereitgelegte Futter sind unberührt. Im Badebecken entdecken wir einen Teil der Nachgeburt. Wie holen sie heraus. Es ist der vielfach gerissene vordere Teil des Fruchtsackes (Eihülle und Plazenta) mit abgerissemem Nabelstrang. An der Ansatzstelle des Nabelstranges fallen an seiner Außenseite zahlreiche linsengroße, kugelige, weiße „Amnionperlen“ auf.  
Bei unserem Eintreffen kotete das Weibchen. Anschließend legte es sich auf die Seite in die für Flußpferde typische Säugehaltung. Das Kind sucht sofort an ihren Hinterbeinen und taucht zum Euter hinunter. Mit mehrmaligem Auftauchen dazwischen scheint es während fünf Minuten zu trinken.
- 9.00 Das Schmutzwasser wird abgelassen. Das Kind steht erst wackelig auf den Hinterbeinen, geht dann jedoch normal im Kreuzgang, hockt auf der Hinterhand, legt sich mit vorgestreckten Vorderbeinen. Sein Nabelschnurrest ist etwa 15 cm lang und unten an der Rißstelle klumpig verdickt.  
Die Vulva des Weibchens ist immer noch gerötet und etwas geschwollen. Ins Becken gegebenes Kraftfutter verzehrt sie gierig. Ihr Euter ist, sobald sie steht, gut zu sehen: feste, straff stehende Zitzen, prall vorstehende Basis.
- 9.38 Sobald frisches Wasser eingelassen wird, legt sich das immer noch erschöpft wirkende Weibchen.
- 17.15 „Gretel“ wirkt immer noch erschöpft. Sie kotet mit Mühe. Immer noch hängt dieselbe Eihautfahne wie vor dem Ausstoßen der Frucht aus der Vulva. Sie legt sich mit großer Anstrengung, nachdem das Junge stoßend hinten gesucht hat, auf die Seite in Säugestellung. Das Junge sucht darauf an falscher Stelle. Nach fünfzehn Minuten wälzt sich die Mutter in die Bauchlage zurück, ohne daß das Junge trank.

## 1. 8. 1969

- 8.40 „Gretel“ verließ auch diese Nacht das Badebecken nicht. Kurzfutter und Klee im Stall nebenan sind unangetastet. Das Weibchen wirkt müde, es fallen ihm immer wieder die Augen zu. Ihr Kot ist „gut“ — z. T. festgeformte Klumpen.

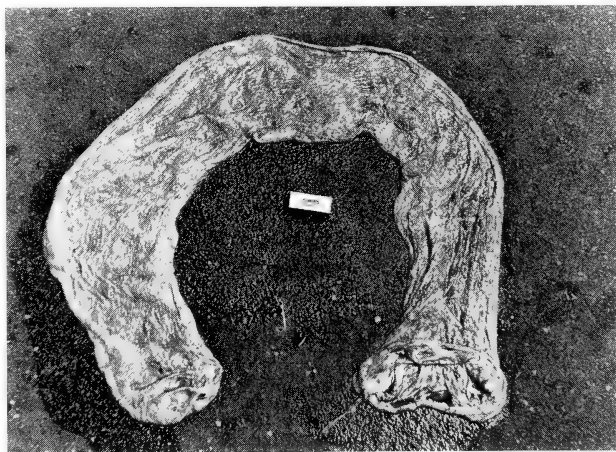


Abb. 1. Dieser hintere Anteil des Fruchtsackes (etwa zwei Drittel der gesamten Nachgeburt) wurde erst 52 Stunden 30 Minuten nach der Geburt des Jungtieres ausgestoßen, also am dritten Tag nach der Geburt, während der vordere Teil mit dem Nabelschnuransatz in der auf die Geburt folgenden Nacht ausgetrieben wurde. Außenseite: Man sieht deutlich die wärzchenartigen Zotten, die die Verzahnung zwischen Plazenta und Uterushorn bildeten (Photo: W. LUMMER)

8.55 Liegt vorübergehend auf der Seite. Beim Öffnen des Abflutkanals droht sie den Wärter an, stützt aber sofort darauf den Kopf mit der Schnauze am Boden ab, wie sie es auch gestern mehrfach tat. Sie lappt das einfließende saubere Wasser gierig auf. Ins Becken gegebenes Kurzfutter verzehrt sie sofort. Immer noch hängt die Eihautfahne aus der Geburtsöffnung.

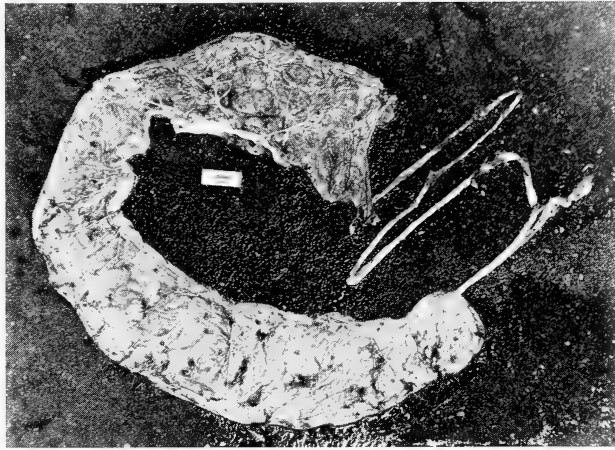


Abb. 2. Dasselbe Fruchtsackhorn umgestülpt. Auffallend ist das dichte Gefäßnetz, das die gesamte Innenseite des Fruchtsackhorns umspinnt (Photo: W. LUMMER)

14.15 Das Junge trinkt fünf Minuten lang mit Unterbrechungen. Es wurde seit 8.40 Uhr fortlaufend beobachtet. Während dieser ganzen Zeit trank das Junge jedoch nicht.

15.10 Anruf des Revierwärters: Weitere Nachgeburtsteile treten aus!

15.20 Über armdick und über einen halben Meter lang hängt ein Teil Nachgeburt aus der Vulva. Das Weibchen geht unruhig umher, legt sich dann ab. Es hat eindeutig Preßwehen. Es atmet dabei mit weit geöffneten, „vorgestülpten“ Nüstern angestrengt. Augenquellen hervor.

15.45 Der Rest Nachgeburt wird geboren: Es ist das ganze hintere Fruchtsackhorn von über einem Meter Länge. „Gretel“ hat weiterhin Wehen (Abb. 1 und 2).

16.05 Sie preßt mit weit aufgerissenen Augen und vorgestülpten Nüstern in ein- bis zweiminütigen Abständen. Der Atem wird hörbar eingesogen und schnaufend ausgestoßen. Das Tier erweckt den Eindruck, als ob es jeden Augenblick kollabieren würde. Der Schwanz wird nach hinten hochgehalten, die immer noch geschwollenen Schamlippen sind vorgestülpt. Es tritt mehrfach Blut aus der Scheide aus. Dies geht so bis 16.50 Uhr.

16.50 Jetzt harnt sie etwas und kotet und erscheint ruhiger. Der Atem hat sich normalisiert, Wehen sind nicht mehr zu beobachten.

17.00 Sie legt sich zum Säugen auf die Seite. Das Junge braucht sehr lange, ehe es die Milchquelle findet. Es trinkt dann dreimal, jeweils einige Sekunden lang.

17.15 Das Weibchen kotet nochmals. Es wälzt sich dann im Wasser und reißt dabei den Mund weit auf. Wirkt aber nicht als Schmerzausdruck, sondern eher als Ausdruck einer Erleichterung. Das Junge schnappt hinter der Mutter her (= erstes spielerisches Drohen). Das Weibchen kommt nach vorne an die Beckenbarriere ohne Scheu und ohne zu drohen. Es leckt an den Platten. Daraufhin wird es mit dem Schlauch getränkt und abgespritzt, was es sich beides ruhig und sichtlich gerne gefallen läßt. Es wirkt zum ersten Male seit dem Beginn unserer Beobachtungen am 30. 7. entspannt.

### 3. Diskussion

Aus den Angaben von SLIJPER (1960) wird ersichtlich, daß die beim Flußpferd (*Hippopotamus amphibius* Linné) übliche Geburtslage die Kopflage ist. Unsere Beobachtung zeigt jedoch, daß auch bei dieser Säugetierart, wie beim verwandten Zwergflußpferd (*Choreopsis liberiensis* Morton; TEUSCHER 1937, SLIJPER 1960) eine Steißgeburt möglich ist, wobei das Junge gesund und ohne Hilfe geboren wurde. Auffallend in diesem Fall war jedoch die lange Geburtsdauer von mindestens 55 Stunden und 30 Minuten oder längstens 68 Stunden 45 Minuten (der Tierpfleger verließ das Haus abends um 19.00 Uhr).

Die *Eröffnungsphase* muß, nach dem Zustand des Weibchens beim Beginn der Beob-

achtungen am 30. 7. um 8.15 Uhr zu schließen, irgendwann in der Nacht vom 29. auf den 30. Juli begonnen haben. Am Abend vorher deutete noch nichts im Aussehen und Verhalten des Weibchens auf eine unmittelbar bevorstehende Geburt hin. Die Eröffnungsphase wurde weitere 3 Stunden 5 Minuten bis zum Austritt der Hinterbeine beobachtet. Die eigentliche *Austreibungsphase* vom Austreten der Hinterbeine bis zur vollendeten Geburt des Jungen dauerte mit nur 55 Minuten nicht übermäßig lang. Auffallend dabei war, daß das Junge in drei Schüben ausgetrieben wurde: a. Hinterbeine, b. Mittelkörper bis Schulter, c. Vorderbeine und Kopf. Die Zeit stimmt gut mit der von Normalgeburten überein, in denen nach SLIJPER (1960, S. 51) in drei zitierten Fällen die Austreibung je zweimal eine, einmal drei Stunden lang dauerte.

Über die Länge der *Nachgeburtsphase* konnte ich keine Angaben finden, ebenso nichts über die Gesamtdauer der Geburt. In dem von uns beobachteten Fall dauerte die Nachgeburtsphase insgesamt 52 Stunden und 30 Minuten. Dabei wurde die Nachgeburt in zwei Schüben ausgestoßen. Der erste, vordere Teil trat irgendwann in der Nacht vom 30. zum 31. 7. aus, der zweite, hintere Teil nach 52,30 Stunden, also erst am dritten Tag nach der Geburt. Während dieser Zeit hatte das Weibchen häufig starke Nachgeburtswehen, die noch geraume Zeit über das Austreiben der Nachgeburt hinaus anhielten. Auch kotete das Tier während dieser Zeit mehrfach, nahm Nahrung an und ließ das Junge saugen. Dies ist im Allgemeinen nicht zu beobachten (siehe z. B. KIRCHSHOFER 1962, 1963, 1968). Alles aufgezählte Verhalten findet bei den verschiedensten Säugern in der Regel erst nach vollendeter Geburt statt. In diesem Falle mag die lange Zeitdauer der Nachgeburtsphase alles dreie notwendig gemacht haben. Nachwehen noch nach dem Ausstoßen der letzten Nachgeburtsreste beobachtete ich einmal bei einer gebärenden Seelöwin, die ebenfalls eine lange Nachgeburtsphase hatte und deren Kind später an dabei erfolgten Geburtstraumata (Leberrisse) starb (KIRCHSHOFER 1968).

Sicherlich war die lange Geburtsdauer durch die Steißlage bedingt. Zum anderen ist diese, für das Flußpferd sichtlich abnorme Geburtslage vielleicht mit der Vielzahl der Geburten dieses Weibchens in relativ kurzer Zeit in Zusammenhang zu bringen.

Während wir über die Zeit, die „Gretel“ im alten Nürnberger Zoo verbracht hat, nur wissen, daß sie dort mindestens eine Geburt (1941) hatte, kennen wir ihre Geburtenfolge in unserem Zoo sehr gut (siehe Tabelle 1). Zwischen dem ersten Deckdatum hier am 29. 8. 1951, der ersten Geburt am 25. 4. 1952 und der bisher letzten am 29. 7. 1969 sind in einem Zeitraum von genau 17 Jahren und 11 Monaten insgesamt 13 Geburten erfolgt. Alle Jungen blieben am Leben und wurden gut aufgezogen. Im Durchschnitt gebar dieses Weibchen also alle 1,5 Jahre. Ihre Geburtenfolge ist damit etwa doppelt so schnell, wie sie die südafrikanischen Wildtierbiologen PIENAAR, VAN WYK, FAIRALL (1966) für das frei lebende Flußpferd errechneten. Sie kamen auf Grund einer Untersuchung an je 52 im Krüger-Nationalpark getöteten Bullen und Kühen verschiedener Altersstufen zu der Auffassung „that hippos calve only once every three years, and not every second year, as is commonly believed. The calves are suckled for more than a year and weaning is gradual.“

Obwohl „Gretel“, die erst in ihrem fünften oder sechsten Lebensjahr zum ersten Male gebar und danach (nach allem Bekannten) eine Fortpflanzungspause von elf Jahren (!) hatte, ehe ihre dreizehn Frankfurter Geburten auffallend rasch hintereinander erfolgten, war sie niemals ernsthaft krank. Sie zeigte sich niemals ihren Kindern gegenüber unmütterlich oder war im Zusammenhang mit Geburt und Aufzucht unapfänglich. Dies mit Ausnahme der zuletzt beobachteten Steißgeburt.

Das geschätzte Höchstalter von Flußpferden in freier Wildbahn beträgt 40 Lebensjahre. Das Höchstalter in Gefangenschaft beträgt 49 Jahre 6 Monate und 19 Tage. Dieses Alter erreichte ein männliches Flußpferd. „Peter the Great“ wurde am 13. 7. 1903 im Central Park Zoo in New York geboren, übersiedelte am 14. 7. 1906 in den

New York Bronx Zoo und starb dort am 1. 2. 1953 (CRANDALL 1964, S. 533). „Gretel“, die 1935 oder 1936 geboren wurde, ist jetzt 34 bzw. 33 Jahre alt. Der Bulle „Toni“ kam 1938 zur Welt, er ist jetzt 31 Jahre alt. Leider wissen wir nicht, wie lange sexuell aktiv Flußpferde in freier Wildbahn bleiben und wie lange Weibchen gebären. Nach Gefangenschaftsbeobachtungen von D. J. Goss (1960) kann das erste Kalb im vierten Lebensjahr der Mutter geboren werden. Sexuelle Aktivität wird bereits im dritten Lebensjahr entfaltet. Im selben Jahr wird die Geschlechtsreife erreicht (nach HILZHEIMER 1925, zit. in TEUSCHER 1937, S. 557). Hielte die Sexualität bis ins hohe Alter an, könnte eine Flußpferdfrau bis zu ihrem vierzigsten Lebensjahr 11–12 Junge zur Welt bringen. Aus der Gefangenschaft bestätigt diese Annahme die Flußpferdfrau „Venus“ aus dem Zoo in Memphis, Tennessee, USA. Sie und ihr Partner kamen am 4. 4. 1914 in diesen Zoo. Ihr Ankunftsalter ist leider nicht bekannt. „Venus“ lebte dort bis 1957, also 43 Jahre. In dieser Zeit gebar sie 16 Junge, von denen sie 14 aufzog (CRANDALL 1964, S. 538). Verglichen damit hätte „Gretel“ trotz der oben angeführten später erfolgten ersten Geburt und der langjährigen Wurfpause dennoch sechs Jahre vor der postulierten Lebenserwartung ihr „biologisches Soll“ längst erfüllt. Vielleicht sollte man die plötzlich aufgetretenen Gebärschwierigkeiten auch unter diesem Gesichtspunkt sehen.

### Zusammenfassung

1. Die 14. Geburt der 34 (33) Jahre alten Flußpferdfrau „Gretel“ im Frankfurter Zoo war eine Steißgeburt.
2. Dies ist die erste beim Flußpferd (*Hippopotamus amphibius* Linné) beobachtete Steißgeburt.
3. Lediglich vom Zwergflußpferd (*Choeropsis liberiensis* Morton) sind lt. Literatur zwei Steißgeburten bekannt, eine davon als letzte Geburt eines Weibchens.
4. Im Gegensatz zu den 13 früheren Geburten dieses Weibchens dauerte diese 14. unverhältnismäßig lang, nämlich mindestens 55 Stunden und 30 Minuten (Einsetzen der Eröffnungsphase nicht beobachtet).
5. Die lange Geburtsdauer geht zu Lasten der Eröffnungs-, vor allem aber der Nachgeburtsphase. Letztere dauerte 52 Stunden und 30 Minuten. Sie war von starken Wehen begleitet. Die Nachgeburt wurde in zwei Teilen ausgetrieben.
6. Die beim Flußpferd ungewöhnliche Geburtslage und Geburtsdauer wird im Zusammenhang mit a. dem Alter des Tieres, b. der sehr raschen Geburtenfolge der letzten 13 Geburten und c. der Geburtenfolge und -anzahl in freier Wildbahn diskutiert.

### Summary

*A short account on a pelvic presentation in a Hippopotamuse (Hippopotamus amphibius Linné). Some remarks on the multiplication rate of the pair of Hippopotamuses in Frankfurt Zoo*

1. The 14th birth of the 34 (33) years old Hippo female "Gretel" at Frankfurt Zoo was a pelvic presentation.
2. This is the first pelvic presentation, observed by a Hippo (*Hippopotamus amphibius* Linné).
3. Only of the Lesser Hippo (*Choeropsis liberiensis* Morton) two pelvic presentations are noted according to literature, one of them as the last birth of a female.
4. In opposition to the former 13 births of this female the 14th birth was extremely long-standing, i. e. at least 55 hours and 30 minutes (beginning of the opening-phase was not observed).
5. The length of the birth-period has been due to the opening-phase, but especially the after-birth-phase. The latter took the time of 52 hours and 30 minutes. It was attended with strong throes. The placenta was delivered in two parts.
6. The extracardinary birth-position and -period by the Hippo is discussed in connection with a. the age of the animals  
b. the very rapid succession of the last 13 birth and  
c. the birth-succession and -number in the wild.

## Literatur

- CRANDALL, L. S. (1964): Management of Wild Mammals in Captivity. The University of Chicago Press, Chicago.
- GOSS, D. J. (1960): Breeding notes on the Hippopotamus and Giraffe at Cleveland Zoo. I. Zoo Yearbook 2, 90.
- KIRCHSHOFER, R. (1962): Beobachtungen bei der Geburt eines Zwergschimpansen (*Pan paniscus* Schwarz 1929) und einige Bemerkungen zum Paarungsverhalten. Z. f. T. 19, (5), 597—606.
- (1963): Das Verhalten der Giraffengazelle, Elenantilope und des Flachlandtapirs bei der Geburt; einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate und Generationsfolge dieser Arten im Frankfurter Zoo. Z. f. T. 20, (2), 143—159.
- (1968): Notizen über zwei Bastarde zwischen *Otaria byronia* (de Blainville) und *Zalophus californianus* (Lesson). Z. Säugetierkunde 33 (1), 45—49.
- PIENAAR, U. DE V., VAN WYK, P., and FAIRALL, N. (1966): An Experimental Cropping Scheme of Hippopotami in the Liteba River of the Kruger National Park. Koedoe 9, 1—33.
- SLIJPER, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. Handbuch der Zoologie 9, (9), 1—108.
- TEUSCHER, R. (1937): Anatomische Untersuchungen über die Fruchthüllen des Zwergflußpferdes (*Choeropsis liberiensis* Morton), Z. f. Anat. Entwicklgsch. 107 (5), 555—573.

*Anschrift der Verfasserin:* Dr. ROSL KIRCHSHOFER, 6 Frankfurt, Zoologischer Garten, Alfred-Brehm-Platz 16

## The Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758); some systematic notes, and an interim list of the specimens preserved in European museums

VON VRATISLAV MAZAK

*Institute of Systematic Zoology, Charles University, Prague and  
C. N. R. S., Écologie Générale, Paris*

*Eingang des Ms. 22. 10. 1969*

### I.

The infraspecific taxonomy of the species *Panthera leo* (Linnaeus, 1758) has frequently been discussed (e. g. ALLEN 1924, POCOCK 1930, WEIGEL, 1961, MAZAK 1968 and others). Two of the various subspecies recognized by individual authors are generally believed to be the most distinct among the African lion forms, viz. the Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) and the Black-maned Lion of the Cape, *Panthera leo melanochaita* (Chr. H. Smith, 1842). Unfortunately the documentary materials concerning these two subspecies are not very numerous. Hence, there seems to be a need for lists of the preserved specimens of these famous lion forms. For the Black-maned Lion of the Cape the preliminary list was published some time ago (MAZAK 1964) and a more complete version of it is in preparation (MAZAK 1970). In the present paper the author would like to give a list of specimens of the Barbary Lion that are preserved in various European Museums as well as some notes concerning the systematics.

The Barbary Lion belongs among those forms of mammals that have joined the

list of extinct animals not so long ago. The original distributional area of this lion subspecies covered the northernmost parts of Africa from the westernmost Tripoli through Tunisia, Algeria, and Morocco, comprising thus the entire system of chains of the Great and Little Atlas.

JOHNSTON (1899, p. 564) says that about "... two hundred years ago the lion was found quite commonly in Tunisia. About the same time, so far as records go, the last lion was killed in the adjoining Pashalik of Tripoli, where the animal now seems to be entirely extinct." According to LAVAUDEN (1932, pp. 5–6) 1891 was the year when the last specimens of the Barbary Lion were killed in both Tunisia and Algeria. The respective localities are given as follows: Babouch, between Tabarka and Aïn Draham (Tunisia) and the vicinity of Souk-Ahras (Algeria). As to Algeria SEURAT (1930, p. 90) and SCHOMBER and KOCK (1960, p. 277) none the less mention a lioness that was killed in 1893 near Batna. Thus we can consider the Barbary Lion as having been exterminated in Tunisia in 1891 and in Algeria in 1893.

In Morocco the Lion survived well into the twentieth century. HEIM DE BALSAC (1936, p. 98) states that "Au Maroc, l'espèce a dû subsister jusqu'à la decade qui va de 1900 à 1910." CABRERA's data (1932, pp. 186–190), quoted also by HARPER (1945, pp. 290–291) and PANOUSE (1957, p. 130), show that the last specimens none the less survived in Morocco to about 1920–1925. SCHOMBER and KOCK (l. c.) say that "... in 1920 the last specimen was confirmed as having been seen in the neighbourhood of AZROU." PANOUSE (l. c.) then gives the following information that is apparently the last mention of the Barbary Lion in Morocco: "... le colonel Hubert m'a raconté ... qu'aux environs de 1930, alors qu'il était capitaine à Aïn Leuh, le forestier d'Ouiouane lui avait téléphoné qu'un lion rôdait autour du poste; le lendemain on devait, en effet, observer aux environs les traces d'un félin qui ni les chasseurs ni les montagnards ne purent considérer comme une panthère étant données leurs grandes dimensions, mais le fauve ne fut jamais revu."

## II.

The following specimens of the Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758), are known to the author of this article to be preserved in various European Museums.

### 1. Mounted skin of an adult male

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, the Netherlands.

*Museum No.:* Catalogue Jentink (1892, p. 95), specimen "b".

*Origin:* "Barbarie".

*Measurements of the mounted skin:* height at shoulders, 970 mm; tail, 820 mm; hind foot, ca. 400 mm.

*Remarks:* The specimen is perfectly preserved. Ground coloration rather dark, greyish tawny, contrasting sharply with more bright, reddish sand yellow coloration of East African lions; hair very long, 30 to 35 mm. Mane long, yellowish around the face and darker, greyish brown or brown grey on shoulders, throat, and chest; under the belly there are two longitudinally parallel strips of longer, dark brown hairs that form the belly mane; large elbow tufts; tail tuft is long of dark brown colour. The transition of colours in the mane is not sharp.

*Length of mane hair:* forehead and neck, 120 mm; throat, 200 mm; shoulders, 110 to 130 mm; chest, 190–220 mm; elbow tufts, 150 mm; belly, average length of hair is about 80–90 mm but there are hairs as long as 160 mm.

*Figure:* published for the first time in this article.

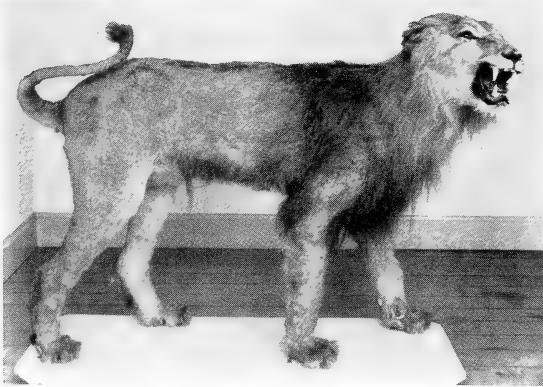


Fig. 1. Mounted skin of an adult male of the Barbary Lion. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Catalogue Jentink (1892), specimen "b" (By permission of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

developed, long, yellowish around the face; greyish, greyish-brown, and deeply brown on shoulders, throat, and chest; no sharp transition of colours. Two tufts of long hairs run under the belly, forming thus the belly mane; large elbow tufts. Colour of the belly mane, and elbow tufts is greyish brown. Tail tuft is greyish brown. Tail tuft is long, blackish brown or almost black.

*Length of mane hair:* forehead and neck, 110 mm; throat, 140 mm; shoulders, 130 to 140 mm; chest, 140–160 mm; elbow tufts, 70–90 mm; belly, average length 75–80 mm, some hairs reach often as much as 100–120 mm.

*Figure:* published for the first time in this article.

### 3.1 Mounted skin of an adult male

Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, Belgium.

*Museum No.:* 2405/902, "entré 11-XII-1862", (old catalogue no. 1114).

*Origin:* ". . . né au Maroc, mort au Jardin zool. de Bruxelles" (quoted from the old Museum catalogue).

*Measurements:* not taken.

*Remarks:* Perfectly preserved specimen. Ground coloration greyish tawny, hair very long. Mane heavily developed, long, yellowish around the face, graduating into the dark grey or grey brown on shoulders, throat, and chest. Very long elbow tufts of dark grey or grey brown colour; tail tuft of the same colour is not very long. The belly mane is formed by a tuft of long hairs present in the inguinal region on the both sides

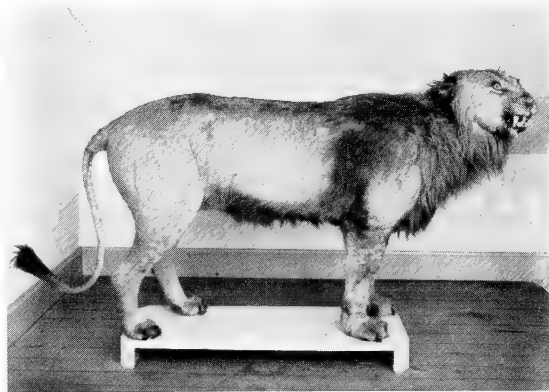


Fig. 2. Mounted skin of an adult male of the Barbary Lion. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Catalogue Jentink (1892), specimen "c" (By permission of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

## 2. Mounted skin of an adult male

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, the Netherlands.

*Museum No.:* Catalogue JENTINK (1892, p. 95), specimen "c".

*Origin:* "Des environs de Tunis . . . 1823" (JENTINK 1892, p. 95).

*Measurements of the mounted skin:* height at shoulders, 1040 mm; tail, 1100 mm; hind foot, ca. 400 mm.

*Remarks:* Perfectly preserved specimen. Ground coloration greyish tawny, hair very long, being from 30 to 35 mm in length. Mane heavily developed



of belly; colour of these inguinal tufts varies from dark grey to dark greyish brown. Low on the sides of the thorax there are longitudinal crests of long hair; these side crests of much paler colour form a continuation of the two inguinal tufts.

*Length of mane hair:* forehead and neck, 110–120 mm; throat, 200 mm; shoulders, 150–160 mm; chest, 180–200 mm; elbow tufts, 100–110 mm; belly, inguinal tufts, 110–120 mm; crests of long hairs on sides of the thorax, 80–85 mm.

110–120 mm; crests of long hairs on sides

*Figure:* published for the first time in this article.

### 3.2 Skull of an adult male

Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, Belgium.

*Museum No.:* 2405/902, “entré 11-XII-1862”. The skull belong to the specimen listed above sub 3. 1.

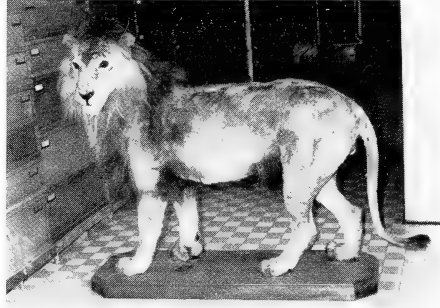
*Origin:* “. . . né au Maroc, mort au Jardin zool. de Bruxelles” (quoted from the old Museum catalogue).

*Measurements:* see Table 1.

*Remarks:* The skull is in excellent state and completely intact; mandible present; rather heavily built, relatively very wide across the zygomatic arches, very narrow postorbital bar.

*Figure:* published for the first time in this article.

*Note:* The entire skeleton of this specimen is preserved in the collections of the Inst. Royal des Sci. Nat. Bruxelles.



*Fig. 3.* Mounted skin of an adult male of the Barbary Lion. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, No. 2405/902 (By permission of the Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles)

### 4. Mounted skin of a young male

Muséum National d’Histoire Naturelle, Galerie de Zoologie, Paris, France.

*Museum No.:* not known.

*Origin:* “Mitjana (Algérie)” — obtained from Col. d’Argent, died at Paris Menagerie on March 19, 1855.

*Measurements:* not taken.

*Remarks:* Young male; according to the state of growth of the mane the specimen could have been aged about 1½ to 2 years.<sup>1</sup> Body hair relatively long; mane is short, though well developed.

The specimen is bleached by sun light, no relevant determination of colour could thus be made. The mane however seems to have originally been somewhat darker on the throat and shoulders. On the belly an initiation of the belly mane can be observed.

*Figure:* not published so far.

### 5. Mounted skin of a young male

Muséum National d’Histoire Naturelle, Galerie de Zoologie, Paris, France.

*Museum No.:* not known.

*Origin:* “Tunisie” — obtained from the Consul of Tunisia, died at Paris Menagerie on July 1, 1825.

<sup>1</sup> It has generally been believed that the mane starts to grow at age of about 3 years; this however is not true as some more recent observations show. Lion males begin to develop manes at about 14 months of age (cf. MAZAK 1968, p. 15).

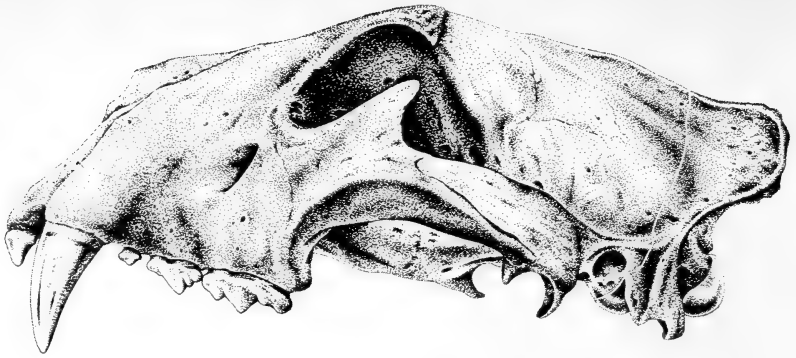


Fig. 4. Skull of an adult male of the Barbary Lion. Muséum National d'Histoire Naturelle, Cabinet d'Anatomie, Paris, No. 1897—286. The posterior part of the skull was cut off and is restored in this picture (Del. V. MAZAK)

*Measurements:* not taken.

*Remarks:* Young male; according to the state of mane growth about 1½ year old. Body hair relatively long; mane very short.

The specimen is bleached by sun light; no estimation of original colour could be made.

The belly shows somewhat longer hairs that could be considered as the first appearance of the belly mane.

*Figure:* not published so far.

#### 6. Mounted skin of a young male

Muséum National d'Histoire Naturelle, Galerie de Zoologie, Paris, France.

*Museum No.:* not known.

*Origin:* "Algérie" — obtained from Marechal de Mac-Mahon in 1865, died at Paris Menagerie on Nov. 12, 1866.

*Measurements:* not taken.

*Remarks:* Young male, aged about 14—15 months. Body hair rather long; incipient growth of the mane.

The specimen is bleached by sun light so that no estimation of the original coloration could be made.

*Figure:* not published so far.



Fig. 5. Skull of an adult male of the Barbary Lion. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, No. 2405/902 (Del. V. MAZAK)

### 7. Skin of a full-grown female

British Museum (Natural History), London, England.

*Museum No.*: B. M. (N. H.) 1.8.9.25.

*Origin*: "Tunis. Coll. Johnston".

*Measurements*: not taken.

*Remarks*: Flat skin, of much darker ground coloration than in average East African female specimen. The colour can be described as greyish tawny, mixed with numerous blackish hairs. The hair is unusually long, being about 30 to 32 mm.

*Figure*: not published so far.

*Note*: Mr. H. H. JOHNSTON travelled in Tunisia in 1880's.

### 8. Skull of an adult male

Muséum National d'Histoire Naturelle, Cabinet d'Anatomie, Paris, France.

*Museum No.*: 1897-286 (old catalogue No. 1931-582/S 1-1<sup>er</sup> E-c 627 A).

*Origin*: "Atlas, Algérie".

*Measurements*: see Table 1.

*Remarks*: The skull is not intact, its posterior part having been cut off; mandible present. The skull is of rather robust structure, heavily built, not very wide across the zygomatic arches, with strongly constricted postorbital bar. According to other measurements the greatest skull length may be estimated as having been about 358–362 mm

*Figure*: published for the first time in this article.

### 9. Skull of an adult female

Muséum National d'Histoire Naturelle, Cabinet d'Anatomie, Paris, France.

*Museum No.*: 1862-54 (old catalogue No. S 1-1<sup>er</sup> E-c 629 A).

*Origin*: "Algérie".

*Measurements*: see Table 1.

*Remarks*: The skull is in good state, the mandible is not preserved. Relatively heavily built skull, with very narrow postorbital bar.

*Figure*: published for the first time in this article.

### 10. Skull of an adult female

Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, Sweden.

*Museum No.*: 287.

*Origin*: "Barbariet. H. M. Konungen 1831" (Barbary, His Majesty the King, 1831; apparently brought alive to Stockholm as a gift to the King of Sweden from one of the beys of North Africa – Dr. U. BERGSTRÖM, in litt., May 22, 1968).

*Measurements*: see Table 1.

*Remarks*: Partly destroyed skull, the posterior part having been cut off; mandible present. Very narrow postorbital constriction; according to the other measurements the greatest skull length might have been about 280 mm.

*Figure*: not published so far.

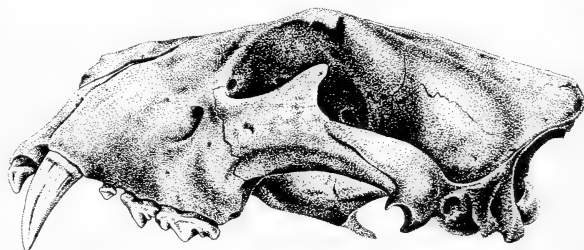


Fig. 6. Skull of an adult female of the Barbary Lion. Muséum National d'Histoire Naturelle, Cabinet d'Anatomie, Paris, No. 1862—54 (Del. V. MAZAK)

## III.

According to the above list 6 mounted skins, 1 flat skin, 4 skulls, and 1 postcranial skeleton of the extinct Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) are preserved in various scientific institutions of Europe, constituting for the time being the only available material of the nominate subspecies of the Lion.

There have been numerous doubts and discrepancies as far as the external characteristics of the Black-maned Lion of the Cape are concerned. By contrast the majority of authors that have dealt with the Barbary Lion have generally described this lion race rather uniformly.

The study of all the material available has convinced the present author that the Barbary Lion should be regarded as a well distinguished subspecies that, having inhabited the whole mountainous system of the Great and Little Atlas, was geographically almost entirely separated from other lion populations by deserts on the south, south-east, and east.

It has generally been agreed that the Barbary Lion reached a very large size and was of darker colour than other lions, with a huge, very dark mane that extended to the middle of the back and covered the belly

There are, however, no reliable data at our disposal that could confirm that this lion form was conspicuously bigger than other subspecies. In this respect a quotation from PEASE (1899, p. 567) may be interesting: "The Algerian lions often had magnificent manes, but there is no evidence that they are of greater average size than other African lions. An average adult male will measure about 8 feet 3 inches from the tip of his nose to the tip of his tail . . . and stands about 3 feet 1½ inches at the shoulder." There is none the less no doubt that the Barbary Lion did not belong among the small lion subspecies and that its size was comparable to that of an average East African Lion, *Panthera leo somaliensis* (NOACK, 1891).<sup>2</sup>

Table 1  
Measurements of skulls of the Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758)  
(in mm)

	„Barbariet“ Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm No. 287	„Algérie“ Muséum National d'Histoire Naturelle, Cabinet d'Anatomie, Paris No. 1862—54	„Atlas, Algérie“ No. 1897—286	„Maroc“ Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, No. 2405/902
	♀	♀	♂	♂
Greatest length	—	308.5	—	338
Condylobasal length	—	278	—	309.6
Basal length I	—	262.5	—	293
Basal length II	—	256	—	285.7
Rostral breadth	79	83	97.5	92.7
Interorbital breadth	56	61.3	74	75.7
Postorbital breadth (constriction)	50	52.5	62.5	56
Bizygomatic breadth	189	204	231.7	245.7
Mastoid breadth	—	128	—	138.7
Mandible length	198.5	—	249.5	243.5
Pm <sup>4</sup> length	34.3	33.5	39	36.2
C - Pm <sup>4</sup> length	91.5	96	114	106.4

<sup>2</sup> The East African Lion is generally named *Panthera leo massaica* (Neumann, 1900) but it seems to the present author that the Massai Lion is consubspecific with the Somali Lion (cf. MAZAK 1968, p. 21). Hence, according to the priority rules the East African Lion should be called *somaliensis* (NOACK, 1891).

Table 2

Skulls measurements of Barbary Lions compared with East and South African, and Indian Lions of similar size  
(in mm)

		Sex	Greatest skull length	Postorbital constriction
Barbary Lion	Inst. Royal. Sci. Nat. Bruxelles No. 2405/902	♂	338	56
Lions from East and South Africa	British Mus. (N. H.), Nat. Hist. Mus. of Tervuren and Bruxelles	♂♂ n = 10	335—340	59.3—65.5
Indian Lions	British Mus. (N. H.),	♂♂ n = 2	338.2—340.4	54.8—57.0
Barbary Lion	Mus. Nat. d'Hist. Nat., Cab. d'Anat., Paris No. 1897—286	♂	(ca. 358—362)	62.5
Lions from East and South Africa	British Mus. (N. H.), Nat. Hist. Mus. of Tervuren and Bruxelles	♂♂ n = 13	355—365	63.5—69.6
Barbary Lion	Nat. Hist. Mus. Stockholm No. 287	♀	(ca. 280)	50.0
Lions from East and South Africa	British Mus. (N. H.), Nat. Hist. Mus. of Tervuren and Bruxelles	♀♀ n = 6	277—282	53.5—63
Indian Lions	British Mus. (N. H.),	♀	280	52.3
Barbary Lion	Mus. Nat. d'Hist. Nat., Cab. d'Anat., Paris No. 1862—54	♀	308.5	52.5
Lions from East and South Africa	British Mus. (N. H.) Nat. Hist. Mus. of Tervuren and Bruxelles	♀♀ n = 10	305—312	62.7—64.5
Indian Lions	British Mus. (N. H.)	♀	311.7	56

The material of Barbary Lion skulls, however scarce it is, seems to confirm too that this lion subspecies reached about the same size as the East African one. According to the author's experience the greatest skull length of an average East African male lion varies between about 335 and 370 mm, and between about 285 and 310 mm in an average East African female. As can be seen from Table 1, measurements of skulls of the Barbary Lion fall well within these limits.

The structure of a Barbary Lion skull has never been described before. The preserved material shows that a Barbary Lion skull, either of a male or of a female, differs from skulls of other African lions by its somewhat more robust shape, and especially by its much narrower postorbital constriction, being thus strongly depressed behind the processus zygomatici ossis frontalis.

This skull characteristic may be very clearly demonstrated by a comparison of measurements of the Barbary lion skulls with those of lions from various parts of East

and Southern Africa of corresponding size. The result of this comparison is shown in Table 2.

When studying lion skulls in various institutions the author has found that the same skull characteristic, the very narrow postorbital bar, occurs in Asiatic lions as well. This finding thus seems to show that there might have existed a closer relation between the lion populations of northernmost Africa and those of Asia. It may be that the South European Lion, that became extinct at the beginning of the Christian era, could have represented the connecting link between the North African and Asiatic lions.

The preserved skins of the Barbary Lion, though just 4 of them (3 males, 1 female) could have been used for the taxonomic study, show the ground coloration as being somewhat darker and more greyish than in more southerly lion populations, except the Black-maned Lion of the Cape. In the both sexes the hair seems to be much longer (30 to 35 mm) than in the most East and South African lions. The mane of males is large and relatively very long, reaching behind the shoulders on the back and under the belly two parallel stripes of long hair form the belly mane that gradually becomes shorter and thinner in front of the chest. The colour of the mane is yellowish around the face and darker on the neck, throat, shoulders, and chest. The mane, however, is paler than generally believed before. It is certainly dark but it is decidedly not black as sometimes stated. Its colour can be described as tawny grey, mixed with numerous bright brown or blackish brown hairs; the general impression being thus dark mouse-grey or grey-brown rather than black or blackish. The same dark colour is also shown by the elbow tufts, and by the belly mane. The tail tuft is somewhat darker in colour. The yellowish colouring of the mane around the face grades into the darker colour on the neck, shoulders, throat, and chest, never, however, displaying the sharp colour contrasts that give the impression of a yellowish "collar" around the face, as is the case with the Black-maned Lion of the Cape (cf. MAZAK 1970).

CABRERA (1932, p. 181) stated that females are lighter in colour. This statement, however, cannot be confirmed by the present observations concerning one female skin, deposited in the British Museum (Natural History) (No. B.M. 1.8.9.25). This skin shows about the same greyish tawny shade of ground coloration as the male skins of the Leiden and Brussels Museums do.

All the above mentioned data seem to indicate that the Barbary Lion was one of the most distinctive geographic races of the species. One other aspect of the problem can be mentioned here: There seems to be little doubt that the Barbary Lion was separated from other lion subspecies not only by morphological characteristics but by some features of its biology as well. As far as known to the present author all the accounts concerning this lion race show that the Barbary Lion inhabited mainly wooded mountainous areas (cf. CABRERA 1932, pp. 186–190; WERNER 1939, pp. 224–225, and others) and that its mode of life was that of a solitary living animal, except in the mating season. None of the old authors mentions having seen prides of Barbary lions, the only exception being females with their young. Contrary to this, in other parts of Africa lions are known to live in more or less numerous prides. The explanation of this might be seen in different trophic factors concerning the density of game that form the diet of the lion. Conditions of the "predator-prey" relation were certainly different in the mountainous areas of northernmost Africa and in those parts of African Continent that lie south of Sahara.

According to various authors (SHORTRIDGE 1934, STEVENSON-HAMILTON 1947, GUGGISBERG 1961, SPINAGE 1962, PRATER 1965, and others) lions breed during the whole year, the mating period being thus not fixed to any certain season of year. PEASE (1899, p. 568) states, however, that the lions "... in Algeria generally couple in January ...". There is, unfortunately, no possibility of verifying this statement as the lion is extinct in North Africa by now. Hence we cannot say with certainty whether the

the Barbary Lion did or did not really differ from other lion populations in this feature of its biology also.

#### IV.

The basic taxonomic data on the Barbary Lion can be summarized as follows:

*Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) Barbary Lion

- 1758: *Felis leo* Linnaeus, Syst. Nat. ed. 10, 1, 41. Africa.  
 1826: *Felis leo barbaricus* J. N. von Meyer, Diss. Inaug. Anat.-Med. de genere Felium, p. 6, Berberei.  
 1829: *Felis leo barbarus* J. B. Fischer, Syn. Mammal., p. 197, Berberei.  
 1834: *Leo africanus* Jardine, Naturalist's Library, Mamm. 2 (Felinae), p. 118, Africa, *nomen nudum*.  
 1858: *Felis leo nigra* Loche, Cat. Mamm. Oiseaux observés en Algérie, p. 7, La province de Constantine, Algérie.  
 1868: *Leo barbarus* Fitzinger, Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-naturw. Cl., 58, I. Teil, p. 432, Nord-Afrika, Berberei.

*Type specimen*: not known.

*Type locality*: Africa; restricted by J. A. Allen, 1924 to „Constantine, Algeria.“

*Description*: a large subspecies of darker, greyish tawny colour, males with large, dark greyish-brown or mouse-grey manes that reach behind the shoulders, belly mane developed. The skull is characterized by a relatively very narrow postorbital constriction.

*Distribution*: The northernmost, mountainous parts of Africa, from western Tripoli, through Tunisia, Algeria, and Morocco. Entirely extinct.

*Note*: As generally agreed no type specimen of Linnaeus's *Felis leo* is known. It does not, however, seem that there is sufficient reason to justify the selection of a neotype of the species (which would, of course, at the same time be the type of the nominate subspecies) since a neotype should only be selected as a last resort to solve a nomenclatorial problem. This is the viewpoint also of Dr. L. B. HOLTUIS, Vice-President of the International Commission on Zoological Nomenclature (in litt., Oct. 21, 1968). I think none the less that *the Leiden Museum specimen "b" of Jentink's Catalogue (1892, p. 95), listed here sub (1) should serve as a "standard specimen" that should be seen by every zoologist dealing with systematics of the species Panthera leo. Jentink's specimen "b" is known to have come from "Barbarie" which thus is in accordance with the restricted type locality given by ALLEN (1924, p. 222) as "the Barbary coast region of Africa, or, more explicitly, Constantine, Algeria."*

It should be stated that the list of preserved specimens of *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) is obviously not complete as yet. There are certainly more specimens in various scientific as well as in private collections that are waiting to be discovered and described. Madame M.-C. Saint Girons (Paris) has, for example, written to me that in the Lyon Natural History Museum there is a skull that might be that of a Barbary Lion (Museum No. F 55). I have not however been able to obtain detailed data on this skull.

#### V.

*Note*: Skull measurements were taken as follows: Greatest length, prosthion — opisthocranion; Condylbasal length, prosthion — condyilion; Basal length I, prosthion — basion; Basal length II, orale — basion; Rostral breadth, the greatest breadth of the rostrum above the canines; Interorbital breadth, the smallest distance between orbits;

Postorbital breadth (constriction), the smallest breadth of the postorbital bar; Bizygomatic breadth, zygion — zygion; Mastoid breadth, the greatest breadth of the skull above mastoidal processus (taken on the temporal crest); Mandible length, infradentale — condylion mediale; Pm<sup>4</sup> length, the greatest length of crown of the upper carnassial; C-Pm<sup>4</sup> length, the distance between the most oral edge of alveolus of the upper canine and the most aboral edge of alveolus of the upper carnassial.

### Acknowledgements

The author wishes to express his most sincere thanks to all who enabled him to study the respective materials and aided him in different ways. Their names are as follows: Madame H. GENEST (Muséum Nat. d'Hist. Naturelle, Paris), Madame M.-C. SAINT GIRONS (C.N.R.S., Paris), Dr. U. BERGSTRÖM (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), Dr. P. J. H. VAN BREE (Zoölogisch Museum, Amsterdam), Dr. K. CURRY-LINDAHL (Stockholm), Professor J. DORST (Muséum Nat. d'Hist. Naturelle, Paris), Dr. C. P. GROVES (Cambridge University, England), Mr. J. E. HILL (British Museum of Natural History, London), Dr. A. M. HUSSON (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden), and Dr. X. MISONNE (Inst. Royal des Sci. Nat., Brussel). The author's special thanks are due to his friend Dr. COLIN P. GROVES (Cambridge) for reading a preliminary draft of this paper.

### Summary

The available data on the extinct Barbary Lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) are summarized in the present paper. Some external and cranial characteristics and taxonomic criteria are discussed. The author also gives a preliminary list of the specimens of this Lion subspecies preserved in various museums of Europe.

### Zusammenfassung

Die vorhandenen Daten über den ausgestorbenen Berberlöwen, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758) sind in dieser Arbeit zusammengestellt. Einige äußere Merkmale, Schädelmerkmale und taxonomische Kriterien werden diskutiert. Weiterhin ist eine vorläufige Liste über das Material dieser Löwenunterart in den europäischen Museen zusammengestellt.

### References

- ALLEN, J. A. (1924): Carnivora collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 47, Art. 3, 73—281.
- CABRERA, A. (1932): Los Mamíferos de Marruecos. Trabajos del Museo nacional de Ciencias naturales, Ser. Zool. No. 57, Madrid, 361 pp.
- GUGGISBERG, C. A. W. (1961): Simba. The Life of the Lion. Howard Timmins, Cape Town, 304 pp.
- HARPER, FRANCIS (1945): Extinct and Vanishing Mammals of the Old World. Amer. Committee for Internat. Wild Life Protection, Special Publication No. 12, New York, 850 pp.
- HEIM DE BALSIC, H. (1936): Biogéographie des Mammifères et Oiseaux de l'Afrique du Nord. Suppléments au Bulletin Biologique de France et de Belgique, Paris.
- JENTINK, F. A. (1892): Catalogue systématique des Mammifères (Singes, Carnivores, Ruminants, Pachydermes, Sirènes et Cétacés). Muséum d'Histoire Naturelle des Pays-Bas, Leiden, Vol. 11, 219 pp.
- JOHNSTON, H. H. (1899): The Lion. In Tunisia. In: H. A. Bryden (Ed.) "Great and Small Game of Africa", Rowland Ward Ltd., London, pp. 562—564.
- LAVAUDEN, LOUIS (1932): La chasse et la faune cynégétique en Tunisie. Tunis, 45 pp.
- MAZAK, V. (1964): Preliminary List of the Specimens of *Panthera leo melanochaitus* Ch. H. Smith, 1842, Preserved in the Museums of the Whole World in 1963. Z. Säugetierkunde 29, 52—58.
- MAZAK, V. (1968): Der Löwe. Das Pelzgewerbe, Berlin—Frankfurt/Main—Leipzig—Wien, 19 (N.F.), 3—27.
- MAZAK, V. (1970): Notes on the Black-maned Lion of the Cape, *Panthera leo melanochaita* (Ch. H. Smith, 1842), and the Revised List of the Preserved Specimens. Amsterdam (in press).



- PANOUSE, JEAN B. (1957): Les Mammifères du Maroc. Primates, Carnivores, Pinnipedes, Artiodactyles. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, Rabat, Sér. Zool. No. 5.
- PEASE, A. E. (1899): The Lion. In Algeria. In: H. A. Bryden (Ed.) "Great and Small Game of Africa", Rowland Ward Ltd., London, pp. 564—568.
- POCOCK, R. I. (1930): The Lions of Asia. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **34**, 638—665.
- PRATER, S. H. (1965): The Book of Indian Mammals. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 11 + 323 pp.
- SCHOMBER, HANS W., and KOCK, D. (1960): The Wild Life of Tunisia. Part 2. Afr. Wild Life, Johannesburg, **14** (4), 276—282.
- SEURAT, L.-G. (1930): Exploration zoologique de l'Algérie de 1830 à 1930. Masson & Cie, Paris, 708 pp.
- SHORTRIDGE, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. Volume I. William Heine-mann, London, VI + 437 pp.
- SPINAGE, C. A. (1962): Animals of East Africa. Collins, London, 160 pp.
- STEVENSON-HAMILTON, J. (1947): Wild Life in South Africa. Cassell & Co., London, VI + 7—364 pp.
- WEIGEL, INGRID (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkd. Mitt., München, **9**, Sonderheft, 1—120.
- WERNER, F. (1939): Von den letzten Berberlöwen und anderen Großkatzen. Zool. Garten (N. F.), Leipzig, **10**, 224—227.

*Anschrift des Verfassers:* VRATISLAV MAZAK, Institute of Systematic Zoology, Charles University, Prag, CSSR

## Ökologische Beobachtungen der Fledermäuse der Adriatischen Inseln<sup>1</sup>

VON BEATRICA DULIĆ

*Eingang des Ms. 9. 4. 1969*

### Einleitung

Obwohl die Ökologie der Fledermäuse einiger mediterranen Inseln sowie von Corsica (KAHMANN und BROTZLER, 1955, KAHMANN und GOERNER, 1956), Sardinien (FRICK und FELTEN, 1952), Sizilien (KLEMMER, 1957), Kreta (POHLE, 1953; KAHMANN, 1959), den Pityusen (KÖNIG, 1958; VERICAD und BALCELLIS, 1965) ziemlich gut bekannt ist, gibt es von den Fledermäusen der adriatischen Inseln fast keine ökologischen Angaben.

In neuerer Zeit wird häufig die Fangmethode von Fledermäusen im Fluge entweder mittels aufgestellter Nylonfäden in bestimmter Entfernung von den Trinkstellen oder in verschiedenen Biotopen mittels japanischen Netzen ausgeübt. Doch gering sind die Angaben über das Artenverhältnis bei solchem Fang sowie auch über die Fledermausarten, die man an Trinkstellen finden kann. So ist das Ziel dieser vorliegenden Arbeit, außer ökologischen Angaben über einzelne Fledermausarten aus dem Gebiet der adriatischen Inseln auch eine Übersicht über die qualitative Zusammensetzung von Fledermäusen zu geben, welche an den Tränken in diesem Raum in japanischen Netzen gefangen wurden. Die hier dargestellten Beobachtungen erstrecken sich auf die Monate Juli und August.

<sup>1</sup> Nach dem Vortrag, der auf der 42. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. in Bern 1968 gehalten wurde.

## Material und Arbeitsmethoden

Die Abbildung 1 zeigt die Fanggebiete adriatischer Inseln, auf welchen an Wassertränken Fledermäuse gefangen wurden. Es handelte sich um größere Wasserpfützen mit morastigen Rändern ohne Umzäunung (Abb. 2; Nr. 2 – Abb. 1), um Wassergräben

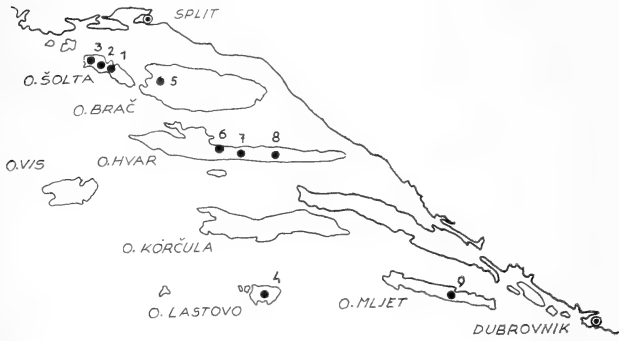


Abb. 1. Untersuchungsgebiet auf adriatischen Inseln. Die schwarzen Punkte bezeichnen die Wasserplätze, wo die Fledermäuse gefangen wurden. Die entsprechenden Nummern sind auch in die Tabelle I eingetragen

inmitten von Felsen (Abb. 3; Nr. 3 – Abb. 1) oder um Trinkstellen mit künstlicher Umzäunung (Abb. 4). Die letzteren waren entweder kleinere Objekte in der Form einer mit Steinen und Büschen (*Rubus* sp.) umgrenzten Vertiefung (Nr. 6, 7, 8 – Abb. 1), oder es sind größere oder kleinere Zisternen (Nr. 1, 4, 5, 9 – Abb. 1). Die Fläche dieser Tiertränken betrug bis zu 400 m<sup>2</sup>. Es handelt sich insgesamt um 9 solcher Plätze. Nur eine, auf der Insel Mljet (Nr. 9 – Abb. 1), war eine Zisterne, deren bedachtem Teil auch Trinkwasser von der Bevölkerung entnommen wurde. Alle untersuchten Stellen liegen außerhalb von menschlichen Ansiedlungen. Im Jahre 1966 wurde die Insel Lastovo untersucht, 1968 Šolta, Brač, Hvar und Mljet. 10 Nächte wurde mit Fangnetzen gearbeitet, die Untersuchungen dauerten vom Beginn der Dämmerung, d. h. vom Erscheinen der ersten Fledermäuse, bis gegen 22 Uhr. An den Wasserstellen waren drei Fangnetze ausgebreitet, und zwar eins auf das andere halbsenkrecht aufgestellt, so daß sie die Hauptdurchgänge – die Flugplätze der Fledermäuse – versperrten. „Der Fang“ war im intensivsten an kleineren Wasserpfützen, welche eigentlich nur vertiefte wassergefüllte Löcher im Gestein und durch steinerne Zäune umgrenzte Stellen darstellten.

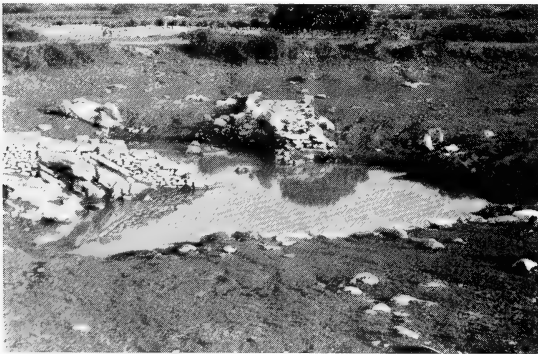


Abb. 2. Größere Wasserpfütze mit morastigen Rändern ohne Umzäunung auf der Insel Šolta (Nr. 2). — Jagdgebiet von *Pipistrellus savii*, *P. kublii*, *Myotis mystacinus* und *Tadarida teniotis*. (Aufnahme: B. DULIĆ)

## Die Ergebnisse

### Resultate des Fanges mit japanischen Netzen

Die Tabelle zeigt die Resultate und die qualitative Artensammensetzung an. Daraus ist ersichtlich, daß auf der Mehrzahl der Plätze dieselben Arten gefangen wurden. Der größte Prozentanteil gehört der Art *Pipistrellus savii* an, es folgt *P. kublii*. Unsere Ergebnisse bestätigen die Beobachtungen von KLEMMER (1957) für Sizilien

(Nylonfadenfang), sowie CRANBROOK und BARRET (1965) für England (Netzfang), wonach die Mehrzahl der Fledermäuse, die im Flug gefangen wurden, der Gattung *Pipistrellus* angehören. Die englischen Forscher untersuchten durch Netzfang die Populationen von *Nyctalus noctula* und fanden, daß diese Art früh erscheint, nach ihr *Pipistrellus*-arten in großer Anzahl. Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß drei Arten, nämlich *P. savii*, *P. kublii* und *Myotis mystacinus*, an den meisten Pfützen gefangen werden, während andere nur an einigen vorkamen.

*Plecotus auritus* kommt jedoch wahrscheinlich an der Mehrzahl der Wasserstellen vor, weil ich ihn im Fluge beobachtete, obwohl er nicht in den Netzen gefangen wurde. *Miniopterus schreibersi* und *Tadarida teniotis* wurden nur an einer Stelle gefangen, aber jede Art auf einer anderen Insel (Abb. 1). *P. savii* bewohnt zumeist steinige Halden in der Umgebung der Zisternen, Sümpfe und anderer Wasserstellen, auch konnte man ihn in Gebäuden finden; auf einer Stelle (Insel Brač) konnte ich beobachten, wie Individuen dieser Art aus dem Abflußkanal einer Zisterne oder aus der steinernen Umgebung der Wasserfläche (Abb. 3, 1/5) hinausflogen. *P. kublii* erschien nach den ersten *P. savii*. Obwohl ich diese Fledermaus in größerer Anzahl fliegen sah, wurde sie in höherem Prozentsatz nur an Wasserpfützen der Insel Lastovo gefangen. Da *P. kublii* ein ausgesprochener Bewohner der Dach- und Mauerlöcher in menschlichen Ansiedlungen ist, erklärt sich wahrscheinlich dadurch die kleine Zahl der gefangenen Exemplare. *Pipistrellus kublii* ist eine häufige Fledermaus auf den adriatischen Inseln; den seltenen Fang dieser Art an Trinkstellen kann man mit folgenden Tatsachen erklären: verschiedene Jagdgebiete der Arten *P. kublii* und *P. savii* (siehe DULIĆ, 1958) und mit der Fluggeschwindigkeit der *P. kublii*. Die Weißrandfledermaus fliegt sehr schnell, und zwar dicht an der Wasseroberfläche (eigene Beobachtungen), so daß sich wenige Tiere in Fangnetze verfangen.

*Myotis mystacinus*, welche ich fast an jeder der angegebenen Wasserstellen gefangen habe, erscheint eine halbe bis ganze Stunde nach den ersten *P. savii*. *Plecotus auritus* erscheint ebenfalls später, gegen eine Stunde nach den ersten *P. savii*. In der Nähe einiger Wässer befinden sich Olivenhaine und Mandelbäume, Kiefern-bäume (*Pinus halepensis*) sowie alte Kapellen, also gerade die für die Langohrfledermaus passenden Standorte. Den Fang von *Tadarida teniotis* nur auf der Insel Šolta könnte man folgen-



Abb. 3. Wassergräben inmitten der Felsen (Nr. 3), Jagdgebiet von *Pipistrellus savii* und *Myotis mystacinus*. (Aufnahme: B. DULIĆ)

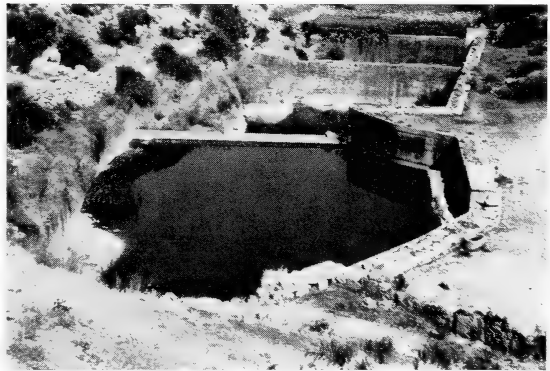


Abb. 4. Trinkstelle mit künstlicher Umzäunung (Nr. 5), Jagdgebiet von *Pipistrellus savii*, *P. kublii* und *Myotis mystacinus*. (Aufnahme: R. PETEĀ)

Arten	Zahl der Fangplätze für verschiedene Arten	Lokalität (siehe die Verbreitungskarte)	Zahl der Tiere	Prozentsatz %	Adulte Tiere	Subadulte Tiere	Männchen	Weibchen
<i>Pipistrellus savii</i>	9	1,2,3,4,5, 6,7,8,9	194	80,16	67,52	32,48	36,0	54,0
<i>Pipistrellus kublii</i>	6	2,3,4,5,6,9	27	11,15	70,36	29,54	29,62	70,38
<i>Myotis mystacinus</i>	5	1,2,3,5,8,9	10	4,15	60,00	40,00	30,00	70,00
<i>Plecotus auritus</i>	3	1,4,9	6	2,48	100,00	—	33,00	66,70
<i>Miniopterus schreibersi</i>	1	9	3	1,23	100,00	—	33,30	66,70
<i>Tadarida teniotis</i>	1	2	2	0,83	100,00	—	—	100,00
Total	9		242	100,00	69,83	30,17	35,53	64,47

den Tatsachen zuschreiben: die dortige Durchschnitts-Temperatur ist ziemlich hoch, ähnlich jener der Stadt Split, in deren Nähe sich die Insel Šolta auf der Adria befindet; weiterhin gibt es, dem offenen Meere zugekehrt, dort hohe und steile Felsen, aus welchen die Bulldoggfledermaus ausfliegt. Einen ähnlichen Biotop stellten DULIĆ und MIKUŠKA (1966) für Demir-Kapija, Süd-Mazedonien und KAHMANN (1959) für die Insel Kreta fest. Die Fundorte auf der Insel Šolta sind bis jetzt die einzigen für *T. teniotis* bekannten auf den adriatischen Inseln. Obwohl es auf der Insel mehrere Wassertränken gibt, wurden Bulldoggfledermäuse nur an einer unumzäunten Tränke gefangen (Abb. 3). Auch die Beobachtungen von KÖNIG und KÖNIG (1961) bestätigen den Bedarf dieser Fledermaus an Flugraum. An der Tränke erschien die Bulldoggfledermaus erst nach 21 Uhr, um nicht nur zu trinken, sondern kreisend Insekten zu fangen.

Während der Arbeit mit Fangnetzen wurde kein Exemplar von *Pipistrellus pipistrellus* gefangen, also der Art, welche KÖNIG und KÖNIG (1961) als für Süd-Frankreich sehr zahlreich erwähnen und welche dort im Fluge mittels Nylonfäden gefangen wurde. Ebenso kein *Eptesicus serotinus*, welchen KLEMMER (1957) als die am häufigsten auf Sizilien gefangene Art zitiert.

Demnach sieht man, daß an den Tränken bestimmte Fledermausarten vorkommen. Diese bekannte Tatsache erklären verschiedene Autoren verschieden. KLEMMER (1957), welcher über dem Wasserspiegel die *Rhinolophus*-Arten fliegend beobachtet hatte, nimmt an, daß dieselben zu geschickt fliegen und dem Faden ausweichen. Er hat an Wasserstellen auch nicht zwei in Sizilien häufige Arten, nämlich *Myotis myotis* und *Miniopterus schreibersi*, gefunden und überläßt die Frage, auf welche Weise diese Arten im Freien trinken, künftigen Untersuchungen. KÖNIG und KÖNIG (1961) meinen, daß vorwiegend höhlenbewohnende Fledermausarten Wasser auch in den Höhlen trinken; deshalb sieht man sie nicht an natürlichen Wasserplätzen. Meine Beobachtungen auf den adriatischen Inseln weisen darauf hin, daß solche Wasserflächen nicht nur als Trinkstellen dienen, sondern in erster Linie als Jagdplätze (Nahrungsplätze) für bestimmte Fledermausarten. Dort fliegen zahlreiche Insekten, welche z. B. als Nahrung der *Pipistrellus savii* dienen können. Weiterhin liegt die Mehrzahl dieser Stellen in der Nähe der Aufenthaltsplätze dieser Art, d. h. der Felsen, auf welchen sich *P. savii* aufhält, oder in der Nähe der Obstgärten, wo sich *Plecotus auritus*

aufhalten kann. Es erscheinen also die Fledermäuse, welche sich in der Nähe befinden, an den Wasserflächen und finden ihre Nahrung und stillen ihren Flüssigkeitsbedarf. An die insektenarmen Wasserflächen (wo Fische [Gambusien] eingesetzt wurden), wie z. B. an der Zisterne auf der Insel Mljet, kamen alle Fledermäuse nur zum Trinken. Dort war daher die Artenzahl größer (durch das Erscheinen der Höhlenbewohner wie *M. schreibersi*). An dieser Stelle konnte ich in zweieinhalb Stunden Beobachtungszeit sehen, wie die über die Wasserfläche fliegenden Fledermäuse nur Wasser tranken<sup>2</sup>. Man sollte auch erwähnen, daß die Individuendichte aller Arten gegen 21 Uhr abnahm. Zu dieser Zeit kehrten die Fledermäuse wahrscheinlich entweder in ihre Aufenthaltsplätze zurück oder wechselten ihre Fangplätze. Da sich die hier dargestellten Beobachtungen nur auf einen Teil der Nachtaktivität der Fledermäuse erstreckten, bietet dieses Gebiet des Fledermauslebens noch weitere ungelöste Probleme.

### Erscheinungsintensivität verschiedener Populationen von *Pipistrellus savii*

KAHMANN (1958) führt für *Pipistrellus savii* an: „Der Ablauf des sommerlichen Lebensgeschehens ist nur mangelhaft bekannt.“ Die hier zusammengestellten neueren Ergebnisse aus einem größeren Raum des Adria-Gebietes sollen die früher publizierten Beobachtungen (DULIĆ 1958) über die Sommeraktivität dieser Fledermausart ergänzen.

Die Erscheinungsintensivität von subadulten und adulten Fledermäusen ist auf der Abbildung 5 dargestellt. Anfang Juli erschien fast nur trüchtige Weibchen, und zwar ziemlich spät, in der ersten Abenddämmerung. Ende Juli und Anfang August gleicht sich ihre Zahl mit jener der subadulten Tiere und der Männchen aus, an einigen Stellen überwiegen subadulte Tiere. Trüchtige Weibchen können noch Ende Juli gefunden werden, was mit den Beobachtungen von KUZJAKIN (1950) über die Geburtszeit bei dieser Art übereinstimmt. Die subadulten Tiere machten gegen 40% der gesamten Zahl

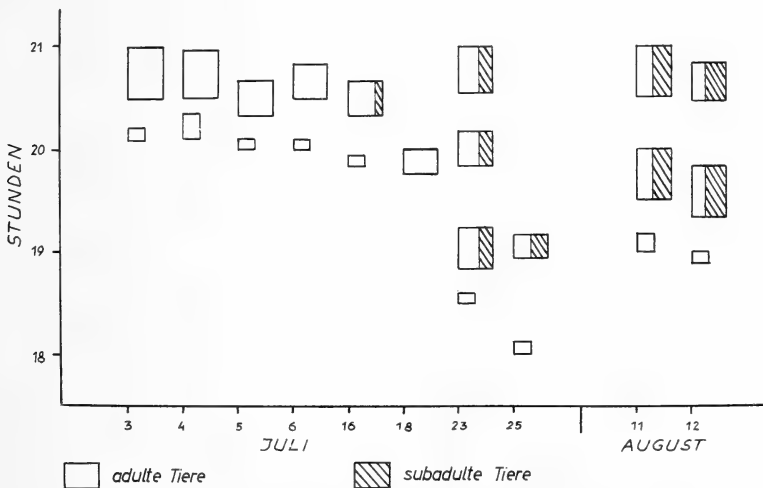


Abb. 5. Erscheinungsaktivität der *Pipistrellus savii* an verschiedenen Wasserflächen. Das zahlreichere Vorkommen der Fledermäuse stellen die größeren, das von vereinzelt Tieren die kleineren Quadrate dar.

<sup>2</sup> Es stellt sich die Frage: Wo decken *Myotis oxygnathus* ihren Flüssigkeitsbedarf, welche in einer Kolonie von ca. 100 Tieren unter dem Dach des Kirchturms im Ort Milna auf der Insel Brač wohnt, etwa 6 km von der Wasserstelle Nummer 5 entfernt?

von *P. savii* aus, die Mehrzahl waren Männchen. Ende Juli und Anfang bis Mitte August ist es leicht, die niedrig, langsam und unsicher fliegenden subadulten Tiere zu fangen, zum Unterschied zu den erwachsenen Tieren, welche schnell und oberhalb der Netze fliegen. Diese werden dann etwas höher gefangen. Ich beobachtete, wie die subadulten *P. savii* bei der größten Mittagshitze aus den Meereseffeln ausflogen, um flatternd Meerwasser zu trinken. Nach ungefähr 3 Stunden zeitweilig unterbrochenen Fluges, zu welcher Zeit sie sich an benachbarten Häusern oder an Gestein ankrallten, kamen sie in die Meereseffelhöhlungen zurück, wodurch die Angaben von LANZA (1959) über das Verweilen dieser Art in der Nähe der Meeresoberfläche bestätigt werden. Aus der Abbildung 5 ist die verschiedene Erscheinungsdichte sichtbar. Die meisten Tiere kamen später hervor (trächtige Weibchen), während es bei der Mischpopulation der erwachsenen und subadulten Tiere zu oberhalb des Wassers zeitweilig fliegenden größeren Gruppen kommen kann.

### Zusammenfassung

Bei Fledermausfängen mit japanischen Netzen an den Trinkplätzen südadriatischer Inseln wurde festgestellt, daß *Pipistrellus savii* die Mehrzahl der gefangenen Tiere ausmacht. Die Plätze mit Wasser dienen diesen Fledermäusen und anderen Arten, welche hier ständig vorkommen, nicht nur als Trinkplätze, sondern auch als Nahrungs- und Trinkstellen. Das ständige Vorkommen derselben Arten an diesen Stellen ist auf die Nähe ihrer Aufenthaltsplätze zu diesen Wasserflächen zurückzuführen. Es werden die früheren Angaben (DULIĆ, 1958) über die Biologie von *P. savii* mit solchen über die Ausflugsdichte und der Populationsstruktur im Juli und August ergänzt.

### Summary

#### *Ecological Observations of Bats on the Adriatic Islands*

In the South Adriatic Islands some bat species are particularly frequent above the watering-places which serve as their feeding ground. Such bats roost usually nearby. The most common species there is *Pipistrellus savii* for which data on population structure in different months are given. The bats were captured with mist nets.

### Literatur

- CRANBROOK, EARL OF, and BARRET, H. G. (1965): Observations on Noctule bats (*Nyctalus noctula*) captured while feeding (with Appendix on Net shyness by F. YATES). Proc. Zool. Soc. **144**, 1—24.
- DULIĆ, B. (1958): Über die Ökologie der Alpenfledermaus, *Pipistrellus savii* (Bonaparte, 1837), auf der Insel Mljet (Meleda) in Süddalmatien. Säugetierkd. Mitt. **6**, 10—11.
- DULIĆ, B., and MIKUŠKA, J. (1966): Two new species of bats (Mammalia, Chiroptera) from Macedonia with notes on some other bats occurring in this territory. Fragmenta Balcanica Mus. Mac. sci. nat. **6**, 1—15.
- FRICK, H., und FELTEN, H. (1952): Ökologische Beobachtungen an sardischen Fledermäusen. Zool. Jb. (Systematik) **81**, 175—212.
- KAHMANN, H. (1958): Die Alpenfledermaus *Pipistrellus savii* (Bonaparte 1837) in den Bayerischen Alpen, und biometrische Mitteilungen über die Art. Zool. Anz. **160**, 87—94.
- (1959): Beitrag zur Kenntnis der Fledermausfauna auf der Insel Kreta. Säugetierkd. Mitt. **7**, 153—157.
- KAHMANN, H., und BROTZLER, A. (1955): Das Bild der Fledermauslebewelt auf der Insel Korsika. Säugetierkd. Mitt. **3**, 53—66.
- KAHMANN, H., et GOERNER, P. (1956): Les Chiroptères de Corse. Mammalia, **20**, 333—389.
- KLEMMER, K. (1957): Eine Methode zum Fang fliegender Fledermäuse. Säugetierkd. Mitt. **5**, 118—120.
- KÖNIG, C. (1958): Zur Kenntnis der Kleinsäugetiere von Ibiza (Balearen). Säugetierkd. Mitt. **6**, 62—67.
- KÖNIG, C., und KÖNIG, I. (1961): Zur Ökologie und Systematik südfranzösischer Fledermäuse. Bonn. Zool. Beitr. **12**, 189—230.
- KUZJAKIN, A. P. (1950): Letučie miši. Gosudarstveno Izdateljstvo „Sovjetskaja nauka“. Moskva.

- POHLE, H. (1953): Über Fledertiere von Kreta. Z. Säugetierkunde 17, 14—20.  
 TOSCHI, A., e LANZA, B. (1959): Mammalia (in Fauna d'Italia). Generalità-Insectivora-Chiroptera. Edizioni Calderini, Bologna.  
 VERICAD, J. R., y BALCELLS, R. E. (1965): Fauna mastozoológica de las Pitiusas. Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.), 63, 233—264.

*Anschrift der Verfasserin:* Doz. Dr. BEATRICA DULIĆ, Zoologisches Institut der Naturwissenschaftlichen Fakultät, Zagreb, Rooseveltov trg 6, Jugoslawien

## Vikarianz bei der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus*) und der Erdmaus, *Microtus agrestis*, im Westberliner Raum

Von VICTOR WENDLAND

*Eingang des Ms. 26. 6. 1969*

Um Vorkommen und Siedlungsdichte der im Westberliner Raum lebenden Kleinsäuger festzustellen, wurde die Methode der Fallenfänge und der Untersuchung von Eulen-, namentlich Waldkauzgewöllen, angewandt. Von 1953 bis 1968 fing ich im Westberliner Raum 803 Kleinsäuger und sammelte hier im selben Zeitraum Waldkauzgewölle und (weniger) Waldohreulengewölle, aus denen ich 27 016 Wirbeltiere ermittelte.

Von 1963 an unterstützte mich beim Sammeln Herr Dr. PAUL UHLIG, dem ich für seine liebenswürdige uneigennütige Hilfsbereitschaft herzlich danke. Ebenso habe ich Herrn ERICH ENGEL und Fräulein HELGA SCHÖLZEL für ihre Hilfe beim Material-sammeln sehr zu danken.

Es hätte viel Mühe und Zeit gekostet, nur mit Hilfe von Fallenfängen alle Stellen des Vorkommens der im Westberliner Raum lebenden Wirbeltierarten, namentlich der seltenen, aufzufinden. Diese Arbeit wird sehr erleichtert durch systematisches Suchen von Waldkauzgewöllen. Den Hinweis z. B., wo die Nordische Wühlmaus zu suchen ist, gab die Untersuchung dieser Gewölle. Waldkauzgewölle eignen sich ganz besonders gut für derartige Untersuchungen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Der Waldkauz hat — im Gegensatz zur Waldohreule — ein recht kleines Jagdgebiet, er entfernt sich beim Jagen kaum mehr als 1 km von seinem Tages- bzw. Brutbaum. Man kann daher mit Sicherheit annehmen, daß seine Beutetiere in nächster Nähe seines Tagessitzes geschlagen wurden.
2. Der Speisezettel eines Waldkauzes ist sehr mannigfaltig. Er reicht von den 200 Gramm schweren Wanderratten, jungen Bismarratten und Wildkaninchen, halb-wüchsigen Igel, alten Eichelhähern und Turmfalken bis zum 8 Gramm wiegenden Goldhähnchen und bis zur 3 Gramm schweren Zwergspitzmaus. Lurche und Fische bilden ebenfalls einen nicht geringen Teil der Nahrung, desgleichen Käfer und Regenwürmer. Während die Beutetierliste der Waldohreulen meistens recht einförmig ist und gewöhnlich nur aus wenigen Tierarten besteht, wobei eine einzige Art — gewöhnlich ist es die Feldmaus — sehr stark überwiegt, setzt sich der Speisezettel eines Waldkauzes aus recht vielen Arten zusammen. Wenn man daher in einem bestimmten Gebiet über eine längere Reihe von Jahren Waldkauzgewölle sammelt, so hat man die Gewähr, daß im Laufe der Zeit auf dieser Beutetierliste fast alle Kleinsäuger und Lurche erscheinen werden, die in der Nachbarschaft dieser Käuze vorkommen.

Um möglichst einwandfreie statistische Angaben zu erhalten, wurden bei der Gewöll-

suche alle Landschaftstypen und alle Gegenden Westberlins berücksichtigt (alle Wälder, Moore, Wiesengebiete, Rieselfelder, Ackerflächen sowie das Stadttinnere mit Parks, Friedhöfen und Grünanlagen).

*Gewölle von Wintergesellschaften der Waldohreule wurden absichtlich nicht berücksichtigt, da sie für derartige Untersuchungen nicht geeignet erscheinen.*

## I. Die nordische Wühlmaus

### 1. Biotop in der weiteren Umgebung Berlins

Die Kenntnis des Biotops, der Nahrung und Vermehrung der Nordischen Wühlmaus in der weiteren Umgebung Berlins verdanken wir KLAUS ZIMMERMANN (1942) und GEORG H. W. STEIN (1950, 1955). Diese Wühlmaus ist ein Bewohner sumpfiger Wiesen, der Erlenbruchwälder, kleiner Waldmoore und vor allem auch der im Acker-  
gelände liegenden Sölle. „Das Charaktertier der Sölle ist die Nordische Wühlmaus“ (STEIN 1955). Herr Prof. Dr. STEIN zeigte mir bei Fürstenwalde/Spree auch Stellen, wo er die Nordische Wühlmaus mitten im Walde, an Waldbrüchen innerhalb eines Kiefernbestandes, angetroffen hatte. In den von mir an ähnlichen Stellen *innerhalb* der Westberliner Wälder (Grunewald, Spandauer, Tegeler, Frohnauer und Düppeler Forst) gestellten Fallen wurde niemals *Microtus oeconomus* gefangen, sondern ausnahmslos die Erdmaus. Gerade im größten Westberliner Waldgebiet, im 31 qkm großen Grunewald, wurden sämtliche Waldmoore, verlandete Seeränder, Schlenken usw. mittels Fallenfängen auf das Vorkommen von *Microtus oeconomus* hin untersucht, aber stets mit negativem Erfolg, obwohl Professor Dr. G. STEIN und Professor Dr. KLAUS ZIMMERMANN, diesen Wald als durchaus geeignet für die Nordische Wühlmaus bezeichnet hatten.

### 2. Die Nordische Wühlmaus in West-Berlin

Von 1953 bis 1968 wurden 803 Kleinsäuger gefangen, darunter 2 Nordische Wühlmäuse.

Unter den 27016 aus Eulen-, vor allem Waldkauzgewöllern, ermittelten Wirbeltieren waren 99 Nordische Wühlmäuse. Dazu kommt noch 1 auf einem Mäusebussardhorst am Tegeler Fließ gefundene, so daß die Gesamtzahl der von Eulen und Raubvögeln erbeuteten Nordischen Wühlmäuse genau 100 beträgt. *Microtus oeconomus* ist also recht selten im Gebiet West-Berlins.

Die beiden obenerwähnten Fallenfänge sind zwei Waldkäuzen zu verdanken: In den Gewöllern einiger am Tegeler Fließ nistenden Waldkäuze wurden Schädel von *Microtus oeconomus* gefunden. Als an einer geeignet erscheinenden Stelle dieses Fließes, nur 150 Meter vom Horstbaum eines dieser Waldkäuze entfernt, Fallen gestellt wurden, fing sich darin eine Nordische Wühlmaus (Oktober 1967). Derselbe Fall ereignete sich auf der Pfaueninsel (Oktober 1968).

Sowohl Fallenfänge als auch Gewölluntersuchungen ergaben, *daß die Nordische Wühlmaus in West-Berlin nie im eigentlichen Walde, nicht einmal im Bruchwald vorkommen scheint*, wie es doch anderswo in der weiteren Berliner Umgebung der Fall ist.

Die 100 Nordischen Wühlmäuse stammten von folgenden Stellen: a. 42 von der Pfaueninsel, im Großseggenbestand der sogenannten Laichwiese, b. 6 vom Tegeler Fließ und den von Gräben durchzogenen Fließwiesen, c. 37 von den Rieselfeldern und Söllen bei Gatow, Kladow und den Tiefwerderwiesen (Heerstraße, Pichelsberg), d. 3 aus dem Randgebiet des Niederneudorfer- und Heiligensees, e. 7 aus der nächsten Umgebung von Lichtenrade, wahrscheinlich auf den Rieselfeldern oder an einer am Lich-



tenrader Wäldchen liegenden sumpfigen Stelle erbeutet; f. 5 stammten von Waldkäuzen, die im Spandauer Wald brüten. Zwei dieser Exemplare wurden in Gewöllen eines unmittelbar am Westrand des Spandauer Waldes nistenden Waldkauzes gefunden. Daher könnten diese Nordische Wühlmäuse aus einem kleinen außerhalb des Waldes liegenden Sumpfgelände stammen. Die Herkunft der drei anderen Exemplaren ist unbestimmt. Die Schädel wurden in den Gewöllen eines mitten im Spandauer Wald nistenden Waldkauzes gefunden. Es ist möglich, daß diese drei *M. oeconomus* im Seggenbestand der nahen Kuhlakewiese erbeutet wurden.

Von den 27 016 Wirbeltieren stammen 23 199 aus Waldkauzgewöllen, 3803 aus Waldohreulen- und 14 aus Schleiereulengewöllen. Es ist nun kein Zufall, daß sich unter den 3803 von Waldohreulen erbeuteten Wirbeltieren verhältnismäßig viel Nordische Wühlmäuse befinden (35 Stück = 0,9%), während unter den 23 199 Beutetieren der Waldkäuze nur 64 Nordische Wühlmäuse waren, also 0,27% der Gesamtbeute. Die Waldkäuze jagen nämlich in der Berliner Landschaft — sofern sie nicht innerhalb der Stadt siedeln — vorwiegend im Walde, während die in den Wäldern, z. B. im Grunewald brütenden Waldohreulen zum Jagen die freien Flächen bevorzugen. So erklärt es sich, daß die Waldohreulen des Grunewaldes 35 Nordische Wühlmäuse erbeutet hatten, die sie, die Havel überfliegend, auf den Rieselfeldern bei Gatow und auf den Tiefwerder Wiesen erjagt hatten. Die im Grunewald brütenden Waldkäuze hatten dagegen unter 15 335 Wirbeltieren nicht eine einzige Nordische Wühlmaus in ihrer Beutetierliste, da sie nur innerhalb des Grunewaldes jagen, wo diese Art fehlt. Die Nordische Wühlmaus bewohnt also in West-Berlin nicht den Wald, sondern die sumpfigen, oft mit *Carex* und *Phragmites* bestockten Wiesen, ferner die innerhalb von Ackerflächen liegenden Sölle und vor allem die Rieselfelder (siehe darüber Abschnitt: Vikarianz).

## II. Die Erdmaus, *Microtus agrestis*

### 1. Vorkommen in West-Berlin

Die der Nordischen Wühlmaus äußerlich sehr ähnlich sehende Erdmaus stellt nach ZIMMERMANN (1942) dieselben Ansprüche an Biotop und Nahrung wie ihre etwas größere Verwandte. Sie bewohnt in West-Berlin ebenfalls feuchte Gebiete, sumpfige Seeränder, Waldmoore, aber auch das Waldesinnere, und zwar nicht nur den feuchten Wald, sondern sogar den älteren Kiefernwald, jedoch nur dort, wo dichter Graswuchs den Waldboden bedeckt. So wurde sie z. B. im Grunewald im Jagen 65, einem etwa 100jährigen lichten Kiefernbestand, gefangen (im Jahre 1955). Nur 10 Meter entfernt von dieser Stelle fingen sich auch 2 Feldmäuse. Die Erdmaus zeigt also im Westberliner Gebiet gegenüber der Nordischen Wühlmaus eine größere ökologische Valenz.

### 2. Nahrung

Als echte Wühlmaus nährt sich *Microtus agrestis* vorwiegend von Gräsern. Vier Erdmäuse, die ich über 2 Jahre in einem Terrarium hielt, fraßen Gras, Moos, Binsen und Blätter von Blütenpflanzen, vor allem vom Löwenzahn (*Taraxacum officinale*), sowie Wurzeln. Außer diesen Pflanzen, die in nächster Nachbarschaft des Ortes wuchsen, wo sie gefangen waren, erhielten sie zusätzlich noch allerlei Obst.

### 3. Siedlungsdichte in verschiedenen Gebieten West-Berlins

Unter 803 in Fallen gefangenen Kleinsäugetern befanden sich 49 Erdmäuse = 6,1%. Unter den 27 016 in Eulengewöllen ermittelten Wirbeltieren waren 1730 Erdmäuse =

6,4%. Die Erdmaus steht damit an dritter Stelle unter den von Eulen erbeuteten Wirbeltieren West-Berlins. Sie wird nur von der Feldmaus (3506 Stück = 12,9%) und der Gelbhalsmaus übertroffen, die zusammen mit Wald- und Brandmaus 25,9% ergibt (7066 Stück).

In den West-Berliner Wäldern siedelt die Erdmaus, je nach Beschaffenheit des Waldes, in sehr verschiedener Dichte. Im trockenen Grunewald, einem zu etwa 35% mit Laubholz bestockten Kiefernwald, beträgt ihr Anteil an der Nagerbeute der Waldkäuse nur 4,1% (unter 5553 von den Eulen erbeuteten Nagern waren 230 Erdmäuse). Sie bewohnt hier vor allem die sumpfigen Seeränder und Waldmoore, die Schlenken, aber auch den mit hohem Graswuchs bedeckten 100jährigen und älteren Kiefernwald. Im feuchten Spandauer Wald steht die Erdmaus unter den Beutetieren der Waldkäuse an erster Stelle. Unter 4272 von den dortigen Waldkäuzen erbeuteten Mäuseartigen waren 1048 Erdmäuse (= 24,5% aller Nager). Die Fallenfänge zeigten, daß sie hier vor allem die Waldmoore (Teufelsbruch, Großer Rohrbruch, Schlenke im Jagen 52) und auch den durch Blaubeerbewuchs recht feucht erscheinenden Kiefernwald bewohnt.

Auf freien, waldlosen Flächen scheint die Erdmaus im Westberliner Raum kaum vorzukommen, denn sie fehlt völlig unter den Beutetieren derjenigen Waldkäuse, die in der Nähe von Wiesengebieten siedeln. Im nächsten Abschnitt soll auf diese Frage noch näher eingegangen werden.

### III. Das Vikariieren der beiden Arten

Als auf Grund der Gewölluntersuchungen die Fundorte der beiden Arten auf einer Karte eingetragen wurden, fiel mir auf, daß überall dort, wo *Microtus oeconomus* vorkommt, die Erdmaus fehlt und umgekehrt, wo die Erdmaus siedelt, keine Nordische Wühlmaus zu finden ist. Das scheint sogar für solche Gebiete zu gelten, wo die Erdmaus zwar vorkommt, aber doch gegenüber den anderen Mäusearten sehr stark zurücktritt. Im Grunewald (31 qkm) z. B. siedelt sie auf Grund der Beutetierliste der Waldkäuze und Waldohreulen in nur sehr geringer Dichte. Von 1952 bis 1968 waren unter 5553 Nagern 230 Erdmäuse, also nur 4,1%. Trotzdem fehlt die Nordische Wühlmaus hier ebenfalls. Ein weiteres Beispiel bietet die Pfaueninsel. Hier nisten 4 Waldkauzpaare. Ihre Beutetierliste ergab nach den Gewölluntersuchungen 763 Wirbeltiere (1963 bis 1968), darunter befanden sich 42 Nordische Wühlmäuse, aber keine einzige Erdmaus, obwohl dieses Gelände auch für die Erdmaus durchaus geeignet ist. O. SCHNURRE, der vor 30 Jahren ebenfalls die auf der Pfaueninsel gesammelten Waldkauzgewölle untersuchte, fand unter 651 Muriden 101 Nordische Wühlmäuse, aber ebenfalls keine Erdmaus.

Weitere Beispiele für das Vikariieren:

Der auf dem Pichelswerder (am Ausfluß der Havel) nistende Waldkauz hatte unter 522 Beutetieren 1 Nordische Wühlmaus, aber keine Erdmaus. Die in Lichtenrade brütenden Waldohreulen jagten in der offenen Landschaft, vor allem auf den Rieselfeldern. Unter 369 Beutetieren waren 7 Nordische Wühlmäuse, aber keine Erdmaus. Umgekehrt hatte ein im Frohnauer Wald horstender Waldkauz unter 307 Beutetieren 87 Erdmäuse, aber keine Nordische Wühlmaus. Diese kommt erst am Südrand dieses Waldes, am Tegeler Fließ, vor.

GEORG H. W. STEIN hat wohl als erster auf die körperliche Überlegenheit der Nordischen Wühlmaus hingewiesen: „Bei einer Aufgliederung im Sinne einer Rangordnung stände nach meiner Erfahrung mit märkischen Tieren die Nordische Wühlmaus an der Spitze. Sie schließt — das gilt immer für die Fortpflanzungszeit! — jede der beiden anderen Arten aus ihrem engeren Lebensraum aus, die Feldmaus hingegen wieder die Erdmaus. Diese ist also auch bei uns die schüchternste der drei Wühlmausarten“ (STEIN 1955). Von H. REICHSTEIN (1959) wird das bestätigt.

K. BAUER schreibt in seiner Arbeit (1960) „Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes“: „*Microtus oeconomus* ist ein Charaktertier der Verlandungszone“ (Seite 302). „Ein letzter Fall von interspezifischer Konkurrenz soll noch kurz erwähnt werden, weil er von gewissem tiergeographischen Interesse zu sein scheint: Die Beziehung zwischen *Microtus oeconomus* und *M. agrestis*“ (Seite 308). „Es war einer der überraschendsten Befunde der Neusiedler Untersuchungen, daß *Microtus agrestis* dem ganzen Gebiet fehlt (Seite 308). „Dort, wo *Microtus oeconomus* sich behaupten konnte, wie etwa am Neusiedlersee, auf der Schüttinsel oder am Kis-Balaton, war kein Platz für *M. agrestis*, wo aber Kolonien der letzteren Art überlebten, fehlt *Microtus oeconomus*“ (Seite 309).

Sehr wertvolle Aufschlüsse über die Besiedlung offener Landschaften durch Wühlmäuse (*Microtus*) gibt die Arbeit von O. SCHNURRE: Ernährungsbiologische Studien an Schleiereulen (*Tyto alba*) im Berliner Raum (1967). SCHNURRE hat in den Jahren 1958 bis 1966 mehrere in einer offenen Landschaft nistende Schleiereulenpaare auf ihre Nahrung hin untersucht. Es handelt sich um die Dörfer Groß-Kienitz und Dahlewitz, beide etwa 8 und 10 km von Berlin-Lichtenrade, dem südlichsten Punkt West-Berlins, entfernt, sowie um das Dorf Blankenfelde, das nur 1 km von der nordöstlichsten Grenze West-Berlins (oder 3 km vom Westberliner Dorf Lübars) entfernt ist. Die Umgebung von Groß-Kienitz und Dahlewitz beschreibt SCHNURRE folgendermaßen: „Das Dorf nebst seinen Feldern und feuchten Wiesen, baumbestandenen Landstraßen und einem Feldgehölz bilden das Jagdrevier der Eulen.“

In Kienitz befanden sich unter 7432 Säugern 492 Nordische Wühlmäuse (= 6,6%) und 18 Erdmäuse (= 0,2%). In Dahlewitz waren unter 1023 Säugern 53 Nordische Wühlmäuse (= 5,1%) und 15 Erdmäuse (= 1,4%). Blankenfelde ist umgeben von Rieselfeldern. Hier waren unter 4707 Säugern 249 Nordische Wühlmäuse (= 5,2%) und 7 Erdmäuse (= 0,1%).

Diese Untersuchungen SCHNURREs zeigen deutlich, daß *Microtus oeconomus* die offene Landschaft, insbesondere die feuchten Wiesen und die Rieselfelder bevorzugt, die andererseits von der Erdmaus gemieden zu werden scheinen, da sie nach STEIN als schwächere Art daraus verdrängt wird. Die zweite auffällige Erscheinung der obigen Daten ist die in allen drei Gebieten sehr gleichbleibende Dichte (etwa 5 bis 6% der Beutetiere).

Das Vikariieren scheint also auch für kleine und kleinste Räume, wie es das Westberliner Gebiet darstellt, zu gelten. Als Grund dieses Vikariierens muß wohl die bereits von GEORG H. W. STEIN festgestellte höhere Rangordnungsstufe von *Microtus oeconomus* oder mit anderen Worten die von KURT BAUER vermutete interspezifische Konkurrenz angenommen werden. Vielleicht spielen aber auch feinere Unterschiede in den ökologischen Ansprüchen eine gewisse Rolle.

### Zusammenfassung

Unter 803 in Fallen gefangenen Kleinsäugetieren waren 2 Nordische Wühlmäuse und 49 Erdmäuse. Unter 27 016 in Waldkauz- und Waldohreulengewöllen gefundenen Wirbeltieren befanden sich 100 Nordische Wühlmäuse und 1703 Erdmäuse. Danach scheint *Microtus oeconomus* im Westberliner Gebiet nie im Wald vorzukommen. Sie bewohnt hier sumpfige Wiesen, Sölle und vor allem auch die Rieselfelder. Die Erdmaus besiedelt ebenfalls feuchte Gebiete: Waldmoore, verlandete Seeufer, aber auch das mit dichtem Graswuchs bedeckte Waldesinnere. Die Siedlungsdichte: Im trockenen Grunewald waren unter 5553 von Eulen erbeuteten Nagern 230 Erdmäuse (= 4,1%), im feuchten Spandauer Wald unter 4272 Nagern 1048 Erdmäuse (= 24,5%). Beide Arten vikariieren: dort wo die Erdmaus vorkommt, fehlt die Nordische Wühlmaus und umgekehrt. Der Grund liegt nach STEIN und BAUER in der interspezifischen Konkurrenz.

### Summary

*Microtus oeconomus* and *Microtus agrestis* in the Area of Berlin-West

From 1952 to 1968 803 Small mammals were caught in traps in the area of Berlin-West. Of these 2 were Root Voles (*Microtus oeconomus*) and 49 were Field Voles (*M. agrestis*). Also

pellets of Tawny Owls (*Strix aluco*) and Longeared Owls (*Asio otus*) were collected in the same area. They contained 27016 Vertebrates. 100 of them were Root Voles and 1730 Field Voles. The Root Vole occurs in moist habitats (swamps, wet meadows) apparently avoiding in Berlin West the forest. The Field Vole likes moist areas too but it seems to prefer the moist forest. The density of the Field Vole depends on the nature of the habitat: in the dry forest of Berlin Grunewald its share is 4%, while in the moist forest of Berlin-Spandau the density reaches 24% of all Muridae (Murinae and Microtinae). Both species seem to exclude each other: *Microtus oeconomus* has not been found, where *M. agrestis* occurs and vice versa.

### Literatur

- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. Bonner Zoolog. Beitr. 11, 141 bis 344.
- SCHNURRE, O. (1939): Die Vogelwelt der Pfaueninsel im Lichte ernährungsbiologischer Forschung am Waldkauz (*Strix a. aluco*). Märkische Tierwelt 4, H. 2/3.
- (1967): Ernährungsbiologische Studien an Schleiereulens (*Tyto alba*) im Berliner Raum. Milu 2, H. 3.
- STEIN, G. H. W. (1938): Biologische Studien an deutschen Kleinsäugetern. Arch. f. Naturgesch. N. F. 7.
- (1950): Über Fortpflanzungszyklus, Wurfgröße und Lebensdauer bei einigen kleinen Nagetieren. Schädlingsbek. 42, 1—10.
- (1955): Die Kleinsäuger ostdeutscher Ackerflächen. Z. Säugetierkunde 20, 89—113.
- REICHSTEIN, H. (1959): Populationsstudien an Erdmäusen, *Microtus agrestis* L. (Markierungsversuche). Zool. Jahrb. Syst. 86, 365—382.
- ZIMMERMANN, K. (1942): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* (Pallas). Arch. Naturgesch. N. F. 11, 174—199.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. VICTOR WENDLAND, 1 Berlin-Tempelhof, Ringbahnstr. 79

## Die Umwandlung von Hinterfußkrallen zu Putzorganen bei Säugetieren

VON GÉRARD DUBOST

*Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy (Frankreich)*

*Eingang des Ms. 24. 4. 1969*

Viele Säugetiere verbringen bekanntlich besonders nach Ruhe bzw. Aktivitätsperioden einen gewissen Teil ihrer Zeit mit Putzhandlungen zur Pflege ihres Felles. Diese Tätigkeit, die in der Durchkämmung und Durchbürstung der Körperhaare und der Entfernung von Parasiten besteht, ist unbedingt notwendig, damit das Fell seine isolierenden Eigenschaften behält. Das Tier kann sich dabei an einem Gegenstand reiben, sich am Boden wälzen, sich lecken und beknabbern, sich mit den Vorder- und Hinterfüßen kratzen, oder zwei Tiere können es auch gegenseitig tun.

Es ist bemerkenswert, festzustellen, daß bei vielen Arten die zum Putzen benutzten Krallen am Hinterfuß eine evidente Umwandlung erfahren haben, und zwar insbesondere diejenigen des zweiten, gelegentlich des dritten, seltener des ersten Zehs.

Die nachfolgenden Ausführungen beziehen sich auf Beobachtungen an der Sammlung des Institutes für Säugetierkunde des Pariser Naturhistorischen Museums.

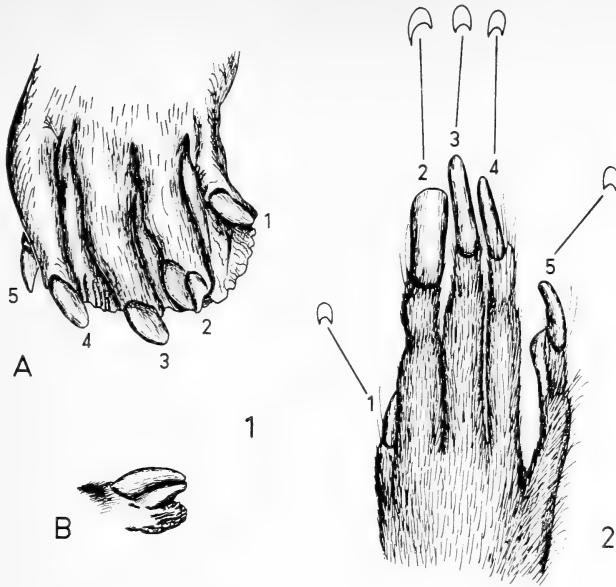


Abb. 1 A. Rechter Hinterfuß von *Castor fiber*, die erste und zweite Putzkralle zeigend, Draufsicht — B. die doppelte Kralle des zweiten Zehs von der Außenseite gesehen (Nach B. RICHARD, MS, abgeändert) — Abb. 2. Rechter Hinterfuß von *Atlantoxerus getulus*, beachte die Verbreiterung der zweiten Kralle — Querschnitt der Hinterfußkrallen

1. Die Biber (Rodentia, Sciuromorpha, Castoridae)<sup>1</sup> haben eine auf originelle Weise umgewandelte erste und zweite Kralle des Hinterfußes (Abb. 1). Die erste Kralle ist mit einer rauhen Schwiele versehen. Die zweite Kralle aber ist durch einen unteren Auswuchs verdoppelt, der an seinem oberen Rand gezähnt ist und mit den scharfen Kanten der Kralle in Berührung steht. Die wenigen zwischen Auswuchs und Kralle eingeführten Körperhaare werden so wie mit einem feinen Kamm gereinigt.

2. Andere Nager haben eine nicht ganz so spezialisierte Umwandlung. Nur die zweite Kralle ist bei ihnen zum Putzorgan geworden. Sie ist ein breiter Kratzer mit einem scharfen vorderen und inneren Rand (Abb. 2). Die erste und dritte Kralle sind normal geformt. Diese Umbildung haben wir bei folgenden Nagern vorgefunden:

- *Atlantoxerus* (Sciuromorpha, Sciuridae)
- *Geomys* und *Thomomys* (Sciuromorpha, Geomyidae)
- *Perognathus*, *Dipodomys*, *Microdipodops* (Sciuromorpha, Heteromyidae)
- *Myocastor* (Hystricomorpha, Capromyidae)
- *Octodon*, *Spalacopus* (Hystricomorpha, Octodontidae)
- *Abrocoma* (Hystricomorpha, Abrocomidae)
- *Echimyus*, *Euryzygomatomys*, *Thrinacodus* (Hystricomorpha, Echimyidae).

3. Alle Halbaffen (Anthropoidea, Prosimii) besitzen am zweiten Finger eine lange, im Querschnitt halbkreisförmige Kralle (Abb. 3). In Beziehung hierzu steht der stark verlängerte Nagel des zweiten Fingers, wie man ihn bei den Gattungen *Aotes*, *Calli- cebus*, *Pithecia*, *Saimiri* (Anthropoidea, Cebidae) findet (Abb. 4).

4. Die Nager *Lagidium* und *Chinchilla* (Hystricomorpha, Chinchillidae) haben ebenfalls am zweiten Zeh eine am Rand zu einem halbrunden Kratzorgan und nach

<sup>1</sup> Wir folgen hier der Klassifizierung von SIMPSON, G. G. (1945) "The principles of classification and a classification of Mammals". Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 85, 350 pp.

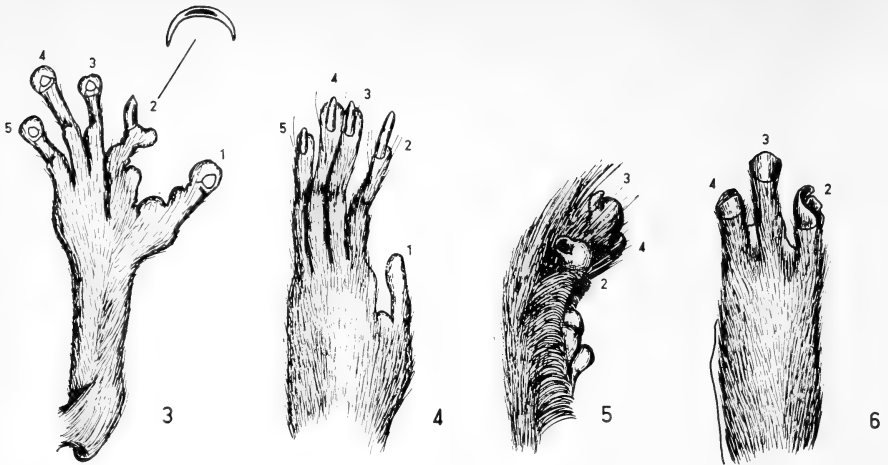


Abb. 3. Linker Hinterfuß mit der speziellen Putzkralle am zweiten Zeh bei *Galago alleni* und Querschnitt der Kralle — Abb. 4. Linker Hinterfuß von *Aotes trivirgatus* mit einem verlängerten zweiten Nagel, wie er bei einigen Cebidae vorkommt — Abb. 5. Innenseite der Zehen von *Lagidium*, den besonderen Aspekt der zweiten Kralle zeigend — Abb. 6. Linker Hinterfuß von *Procavia ruficeps* (Draufsicht)

innen orientierte Kralle (Abb. 5). Die Klippschliefer (Hyracoidea, Procaviidae) besitzen ein ähnliches Organ (Abb. 6).

5. Die zweite Kralle kann gelegentlich an ihrer Außenkante scharf sein und mit der Innenwand der dritten Kralle in Berührung treten, welche dann so an die eine „Wand“ erinnert (Abb. 7 und 8). Eine solche Umbildung findet man bei den Beutlern Didelphidae, bei den Insektivoren *Limnogale* und *Microgale* (Tenrecidae), *Hylomys* und *Neotetracerus* (Eriaceidae), bei den Soricidae und Talpidae (mit Ausnahme von *Urotrichus*) sowie bei den Nagern Myomorpha (Gliridae).

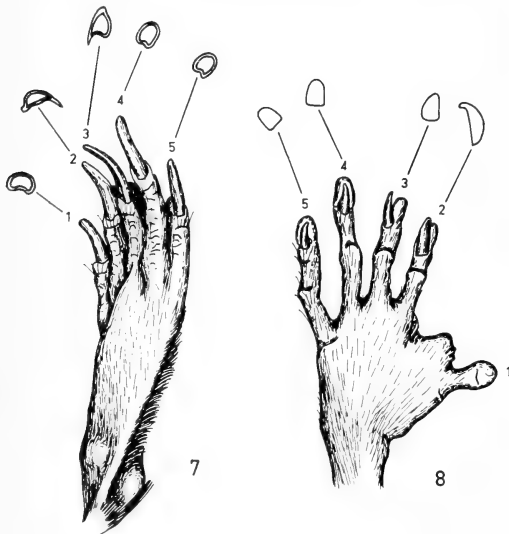


Abb. 7. Rechter Hinterfuß von *Galemys pyrenaicus*, die zweite Kralle ist an ihrer Außenkante abgeflacht und scharf (siehe Querschnitt) — Abb. 8. Linker Hinterfuß von *Marmosa murina* (Didelphidae), die zweite hat ihre scharfe Kante an der Außenseite

6. An den syndaktylen Zehen der Beutler Peramelidae, Phascolumidae, Phalangeridae und Macropodidae sind die zweite und dritte Kralle schmal, symmetrisch und aneinandergerichtet putzen sie die Körperhaare zwischen ihren scharfen Kanten (Abb. 9).

7. Die Insektivoren Potamogalidae haben die dritte Kralle zu einem Kratzorgan umgewandelt, welches durch die Verwachsung des zweiten und dritten Zehs gegen die von der Außenseite der zweiten Kralle gebildete „Wand“ steht (Abb. 10).

Diese geringen Umwandlungen sind nur als Vervollständigungen einer allgemeinen Organisation in Erscheinung getreten. Sie hängen also sehr stark von der jeweils in Betracht gezogenen zoologischen Gruppe ab. Jede Familie hat so eine ihr eigene Antwort auf ein für alle gleiches Problem geben können.

Die Benutzung dieser umgewandelten Krallen als Putzorgane ist bei den meisten Säugern sehr deutlich (so z. B. bei den aquatisch lebenden Formen, wie *Castor*, *Galemys* und *Potamogale*). Die Klippeschliefer aber scheinen ein solches Putzorgan a priori weniger zu benutzen. Es sei allerdings betont, daß die meisten mit einem solchen Putzorgan versehenen Arten ein dichtes und wolliges Fell haben (Biber, Halbaffen, Chinchillidae, Didelphidae, Soricidae, Talpidae, Gliridae usw.), bei denen normale Krallen die Putztätigkeit nicht hätten ausführen können. In den Insektivorenfamilien der Stachelhäuter, wie Erinaceidae und Tenrecidae, findet man derartige Umwandlungen natürlich nur bei Formen mit weichem Fell.

Findet man keine Umwandlung der Krallen zu Putzorganen, so haben wir es entweder, wie bei den Primaten, mit Tieren mit ausgeprägter sozialer Hautpflege oder aber mit Arten zu tun, deren Fell schütter und wenig dicht ist, wie bei vielen Nagern, und schließlich mit Vertretern zoologischer Gruppen mit langen spitzen Krallen, wie z. B. Carnivoren und baumlebende Formen.

### Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit gibt der Autor eine Übersicht über die Umwandlung der Hinterfußkrallen zu Putzorganen. Diese Umwandlung erfolgte hauptsächlich bei der Kralle des zweiten Zehs, gelegentlich des dritten, selten des ersten Zehs. Die Säuger mit einer solchen Umwandlung haben im allgemeinen ein dichtes und weiches Fell.

### Summary

#### *The change of Mammalian Hindfeet into Grooming Organs*

The author provides a survey of morphological changes in the claws of the mammalian hind-foot to provide grooming organs. These changes predominantly affect the claw of the second toe; the third toe may be affected, but the first toe (hallux) is rarely altered. The Mammals presenting such a transformation have generally a dense and soft pelage.

### Résumé

L'auteur donne un aperçu de la transformation des griffes des pattes postérieures en organes de toilette. Cette transformation affecte principalement la griffe du deuxième doigt, parfois

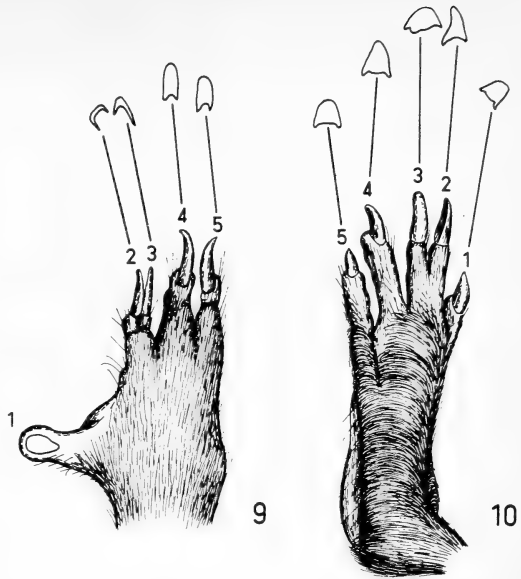


Abb. 9. Rechter Hinterfuß von Phalanger — bei Beutlern mit verwachsenem 2. und 3. Zeh sind die Krallen an diesen Zehen schmal, symmetrisch und aneinanderliegend — Abb. 10. Linker Hinterfuß von *Potamogale velox*, ebenfalls mit Verwachsung der Zehen 2 und 3, die Kratzfunktion obliegt jedoch nur der dritten Kralle

celle du troisième, plus rarement celle du premier doigt. Les Mammifères qui présentent une telle transformation sont généralement pourvus d'un pelage serré et doux.

*Anschrift des Verfassers:* G. DUBOST: Museum National D'Histoire Naturelle 4, Avenue du Petit Chateau, F 91 - Brunoy (Essonne), Frankreich

## SCHRIFTENSCHAU

KLÖS, H.-G.: **Von der Menagerie zum Tierparadies.** Haude & Spensersche Verlagsbuchhandlung, Berlin 1969. 320 S., 39 farbige, 390 einfarbige Abb. L. 29,80 DM.

125 Jahre Berliner Zoo: eine Chronik, in der von den Anfängen der Tierhaltung in Berlin und der Entwicklung des Zoologischen Gartens unter acht Direktoren bis in die heutige Zeit berichtet wird. Im historischen Teil finden die Hetzgärten, Fasanerien und Wandermenagerien Erwähnung sowie die königliche Menagerie auf der Pfaueninsel. Es folgen die Zoogründung, die wechselvollen 25 ersten Jahre des zunächst noch recht bescheidenen Unternehmens und schließlich der unvergleichliche Aufschwung zu einem der führenden Tiergärten der Erde: die Epoche der Stilbauten und Völkerschauen, der Ausbau der umfangreichen Artensammlung, die Periode der gitterlosen Freianlagen, das Chaos während des 2. Weltkrieges und schließlich — dies ist naturgemäß der umfangreichste Teil — der Wiederaufbau bis 1969.

Es wird deutlich, wie wichtig ein nach modernen Gesichtspunkten geleiteter Tiergarten für die wissenschaftliche Forschung sein kann; die vielfach bedeutenden, blühenden Zuchtgruppen seltener Arten (Einhufer, Rinder, Hirsche, Affen und Menschenaffen) legen Zeugnis davon ab, auf welche Weise hier aktiv für den Naturschutz gearbeitet wird.

Selten ist über die Geschichte eines Tiergartens eine umfangreichere Dokumentation vorgelegt worden, deren ungewöhnlich reiche Illustration von ebenso großer Aussagekraft ist wie der Text. Jeder an Zoologischen Gärten Interessierte wird den vorzüglich ausgestatteten Band mit Gewinn lesen; Säugetierkundler und Ornitologen dürften vor allem an der Fülle der Tierabbildungen ihre Freude haben. Es kann schon jetzt als sicher gelten, daß der ersten Auflage in absehbarer Zeit eine zweite folgen wird.

H. FRÄDRICH, Berlin

DAVISON, TED: **Wankie.** The Story of a great Game Reserve. Books of Africa, 1967. 211 S., £ 1.17.6.

Unter den afrikanischen Naturschutzgebieten nimmt der Wankie-Park heute eine besondere Stelle ein. Ich persönlich habe ihn als eines der interessantesten Wildreservate empfunden. Über die Entstehung dieses Parkes gibt TED DAVISON eine auf eigenem Erleben begründete Schilderung. Zu Fragen der Ausbreitungsgeschichte, der Populationsdynamik, der Nahrungsbevorzugung und Lebensgewohnheiten, zu den Problemen der Wasserstellen werden säugetierkundlich hochinteressante Daten in einen flüssig geschriebenen Bericht eingebaut. Das Buch verdient vielseitiges Interesse.

W. HERRE, Kiel

HECK, HEINZ: **Der Bison.** Neue Brehm-Bücherei, Heft 378, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 1968. 63 S., 56 Abb., 4,50 DM.

Über den amerikanischen Bison liegt eine große Zahl umfangreicher Publikationen vor. Im deutschsprachigen Schrifttum fehlte bislang eine monographische Darstellung für diese Art. HEINZ HECK versucht mit dem vorliegenden Brehm-Heft diese Lücke zu schließen. Nach einer kurzen Schilderung der Entdeckungsgeschichte wird die Stellung des Bisons im zoologischen System erörtert. Hier ist dem Autor ein Fehler unterlaufen, da er die spätpleistozänen asiatischen Bison-Formen der Gattung *Leptobos* zuordnet. Im wesentlichen enthält dieses Kapitel einen Vergleich von Wisent und Bison und die Darstellung der Unterschiede zwischen Prärie- und Waldbison. Die folgenden Kapitel behandeln die Lebensweise des Bisons, seine Bedeutung für die Indianer, die Ursachen der fast völligen Ausrottung, die Rettung der letzten Bisonbestände und die Kreuzungen mit anderen Arten. Ein Literaturverzeichnis beschließt das Heft, das insgesamt eine knappe Zusammenfassung der wichtigsten Daten über den Bison bringt. Leider vermißt man neuere Angaben über Körpermaße, und manche Teile der Darstellung, besonders das Kapitel über die Biologie des Bisons, wünscht man sich ausführlicher.

H. BOHLKEN, Kiel



## BEKANNTMACHUNGEN

### Begrüßungsansprache auf der 43. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Hannover vom 15. bis 19. September 1969

Von DIETRICH STARCK

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde ist zum ersten Mal Gast in Hannover und wird hier ein neues und modernes zoologisches Institut mit stark säugetierkundlichen Interessen finden. Gleichzeitig ergeben sich Möglichkeiten, den Kontakt zur Veterinärmedizin, dem wir stets große Bedeutung beigemessen haben, zu vertiefen und weiterhin das unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Dr. SPIEGEL stehende bedeutende Zentralinstitut für Versuchstierforschung mit seinen modernen Einrichtungen kennenzulernen. Diese interdisziplinären Kontakte werden für uns alle von großem Wert sein, denn es ist Aufgabe unserer Gesellschaft, alle Bereiche der Säugetierkunde, auch die praktisch angewandten, zu pflegen.

Dies gibt mir Anlaß, darauf hinzuweisen, daß hier auch neue und wichtige Aufgaben an uns herantreten, denen wir unsere volle Aufmerksamkeit zuwenden müssen, ich meine die zahllosen Probleme, die sich auch für uns aus der Verwendung von Säugetieren als Versuchstiere in der bio-medizinischen Forschung und in der Industrie ergeben. Die nahezu unübersehbare Ausweitung der experimentellen Forschung in Biologie, Medizin und Tierheilkunde ist in zunehmendem Maße auf Versuchstiere angewiesen. Die moderne Versuchstierforschung hat sich zu einer eigenen Disziplin mit eigenen Fragestellungen entwickelt und ist vielfach auf Beratung und Hilfe von Seiten der Mammologen angewiesen, bietet aber auch ihrerseits lohnenswerte Aufgaben für säugetierkundlich ausgebildete Mitarbeiter. Diese neuen Aufgaben haben es mit sich gebracht, daß ein Bedürfnis nach neuen Versuchstieren, die zur Lösung bestimmter Probleme besonders geeignet sind, aufkam. Unter den neuen Versuchstieren stehen die Primaten bei weitem im Vordergrund, da sie als stammesgeschichtlich und systematisch dem Menschen nahestehende Formen auch in ihren physiologischen Eigenschaften dem Menschen vielfach ähnlich sind. Beispielsweise sind Fragen nach den teratogenetischen Effekten bestimmter Pharmaka am sichersten durch den Affenversuch zu beantworten. Um Ihnen eine Vorstellung vom Bedarf an Affen zu geben, möchte ich Ihnen einige Zahlen nennen.

Die Zahl der nach den USA importierten Affen (nur kontrollierte Importe) betrug nach CONWAY (1966):

1952:	32 000
1955:	151 649
1958:	223 000
1963:	150 000
1964:	115 000

davon entfallen rund 90 % auf den Bedarf der pharmazeutischen Industrie und rund 10 % auf Zwecke der medizinischen Forschung. Der besonders hohe Anstieg des Verbrauches an den 50er Jahren hängt wahrscheinlich mit der Entwicklung der Poliomyelitis-Impfstoffe zusammen. Allein das National Institute of Health verbraucht etwa 5000 bis 7000 Affen pro Jahr. Die Zahl der importierten Schimpansen nach USA betrug für 1966: 300, für 1967: 400 (HARRISON und ROTH). Die Zahl der in die Bundesrepublik importierten Affen liegt zur Zeit noch unter 10000 jährlich. Die Zahl der Exporte von grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) allein aus Kenya beträgt

z. Zt. 18 000 pro Jahr (R. LORENZ). Bei diesen Zahlen ist zu berücksichtigen, daß der Verlust für die Wildpopulation höher liegt, als in den Zahlen zum Ausdruck kommt, da vielfach jüngere Weibchen (geringeres Körpergewicht, weniger gefährlich) bevorzugt gefangen werden und dem Fortpflanzungspotential entzogen werden. Bei den Menschenaffen kommt eine hohe Verlustquote beim Fang und Transport der Tiere hinzu.

Es ist klar, daß ein derartiges Verfahren ein ungeheurer Raubbau an den natürlichen Reservoiren ist, der nicht verantwortet werden kann. Bereits heute ist ein starker Rückgang der Rhesusaffen in Indien zu beobachten, und die verbleibenden Populationen sind überaltert. Nachdem inzwischen Schutzbestimmungen eingeführt wurden, nahm der Bestand wieder zu. Allerdings leben bereits 60 % der Rhesusaffen nach SOUTHWICK (1968) in der Nähe menschlicher Siedlungen und sind durch Kontakt mit Abfall und Unrat verseucht. Die Fänger sind daher dazu übergegangen, Tiere für den Export im offenen Gelände zu fangen und diese gesunden Populationen erheblich zu reduzieren. Es liegt auf der Hand, daß ein derartiger negativer Selektionsprozeß für das Schicksal der Art katastrophal werden kann.

Die Situation ist in allen Exportländern für den Bestand der Affenpopulationen bedrohlich. Es ist eine dringende und nicht aufschiebbare Pflicht, dafür zu sorgen, daß dieser Raubbau eingestellt wird, denn es ist mit Sicherheit der Zeitpunkt für die nahe Zukunft zu berechnen, zu dem die Reservoir erschöpft sind. Was ist zu tun? Zunächst sollte mit großem Ernst und unter Aufwendung der nötigen Mittel geprüft werden, wieweit Tierversuche durch andere Verfahren ersetzt werden können. Es dürfte möglich sein, eine Reihe von Testuntersuchungen, die derzeit noch am lebenden Tier ausgeführt werden, an Gewebekulturen durchzuführen. Hier sind sicher noch Möglichkeiten gegeben. Weiterhin sollte darauf geachtet werden, daß keine Affen für Versuche verwendet werden, die an Maus, Ratte, Kaninchen oder Goldhamster durchgeführt werden können. Entgegen der von Tierschützern häufig geäußerten Ansicht kann aber sicher auch in Zukunft nicht ganz auf den Versuch am Affen verzichtet werden. Für viele Forschungen und Testverfahren muß die Reaktion des ganzen Tieres beachtet werden. Ich denke etwa an die Transplantationsforschung, an die Prüfung teratogener Substanzen und an die Psychopharmaka. Es ist zu befürchten, daß bei weiteren Erfolgen in der Erforschung der Immunsuppression der Bedarf an Menschenaffen auch für Transplantation von Organen auf den Menschen ungeheuer ansteigen wird. Dieser Bedarf kann nur durch systematisch ausgebaute umfangreiche Zuchtstationen gedeckt werden.

Es wäre eine notwendige Pflicht, alle Experimentalforscher, die mit Affen arbeiten, darüber aufzuklären, daß „der Affe“ nicht als Reagenzgefäß oder Analysenapparat betrachtet werden darf und daß es viele Primatenarten, aber nicht „den Affen“ gibt. Es muß klargelegt werden, daß nicht jede Primatenart für jeden Zweck verwendbar ist und daß sehr viele Arten völlig geschützt werden müssen. Es ist absolut notwendig, daß der Experimentator über die Taxonomie der Primaten einigermaßen orientiert ist und weiß, mit welchen Tieren er es zu tun hat. HERSHKOVITZ hat kürzlich (1965) an einigen drastischen Beispielen erläutert, wie gröblich taxonomische und zoogeographische Gegebenheiten von Experimentalforschern vernachlässigt werden. Während es bei Mäusen und Ratten selbstverständlich ist, daß Zuchtstamm und Herkunft der Versuchstiere genau definiert sind, werden diese Grundvoraussetzungen jeden Experimentes bei Primaten noch oft weitgehend ignoriert.

Seltene und bedrohte Arten sollten für Versuchszwecke überhaupt nicht verwendet werden. Es wurde kürzlich darauf aufmerksam gemacht, daß bestimmte Experimente an den selten gewordenen und bedrohten Löwenäffchen ausgeführt wurden, ohne daß hierfür ein plausibler Grund vorlag. Vielfach werden Zwergmeerkatzen (Talapoins) für industrielle Zwecke wegen ihrer geringen Größe und des geringeren Futtermittelsverbrauches vor den grünen Meerkatzen bevorzugt verwendet, obgleich ihr Verbreitungs-

gebiet im Vergleich zu *Cercopithecus aethiops* recht beschränkt ist. Stark gefährdet durch Verwendung für medizinische Zwecke ist auch der Bonobo. Die IUNC hat sich jetzt des Problems des Schutzes der Primaten angenommen. Wir sollten alles tun, um diese Bestrebungen zu unterstützen.

Dringend notwendig ist es, daß die vielen neuen Primatencentren und die, welche noch gegründet werden, sich grundsätzlich auch der Erforschung der Taxonomie und Zoogeographie der Affen annehmen. Kaum ein Gebiet der biomedizinischen Forschung ist in diesen Centren nicht vertreten, nur für die Taxonomie gibt es bisher nirgends eine Arbeitsmöglichkeit. Gerade auch die medizinische Forschung muß reproduzierbare Resultate erarbeiten und ist aus rein pragmatischen Gründen darauf angewiesen, genau zu wissen, mit welchen Versuchstieren sie es zu tun hat und welche spezifischen Eigenschaften den einzelnen Arten und Unterarten zukommen. Noch das meiste ist auf diesem wichtigen Gebiet zu tun. Es ist eine dringende Forderung, daß ein geringer Bruchteil der Mittel, die heute für die angewandte Primatologie aufgewandt werden, auch für die Grundlagenforschung abgezweigt wird.

Die besprochenen Probleme betreffen Nebenaufgaben, die uns heute zufallen. Hat nun die Säugetierkunde im Zeitalter der Molekularbiologie überhaupt noch eigenständige Aufgaben? Ich möchte diese Frage voll und ganz bejahen. Die Aufklärung des genetischen Codes und der Nachweis, wie die Erbinformation von der DNS in den Phaenotyp umgesetzt wird, genügt nicht zur Erklärung der organismischen Formenmannigfaltigkeit. E. MAYR (1969) hat kürzlich betont, daß das eigentliche Problem doch darin liegt, wie das DNS-Programm historisch entstanden sei. Diese Frage kann nur durch die Evolutionsbiologie aufgeklärt werden. Damit wird von einem der führenden Biologen in einer Zeit, die ahistorisch geworden ist und in der auf allen Gebieten historische Betrachtungsweisen geradezu verworfen werden, klar ausgesprochen, daß alles Biologische, jede Struktur, aber auch jede Funktion und jede Verhaltensweise ihre Geschichte hat. Die Erforschung dieser Geschichte ist genauso ein Teil der Kausalitätserklärung wie die experimentelle Erforschung der Funktion oder der Individualentwicklung. Jede Fauna, jede Tierart und jedes Individuum sind einmalig und eigenartig. In der Erforschung dieser Mannigfaltigkeit der Organismenwelt liegt eine der wichtigsten Aufgaben der Biologie. Sie wird neben der experimentellen Erforschung allgemeiner Grundgesetze der Lebenserscheinungen stets eine Hauptaufgabe der Biologie bleiben.

#### Literatur

- CONWAY, W. G. (1966): The availability and long-term supply of Primates for medical research. A report on the conference held in New York. International Zoo Year Book 6, 284—288.
- HARRISON, B., and ROTH, W. T. (1969): Problems of conservation of Laboratory Primates. Vervielfältigtes Manuskript.
- HERSHKOVITZ, PH. (1965): Primate research and systematics. Science 147, 1156—1157.
- (1965): The importance of taxonomy in Primate research and care. Illinois soc. med. research Bull. No. 39.
- MAYR, E. (1969): Grundgedanken der Evolutionsbiologie. Naturw. 56, 392—397.
- SOUTHWICK, C. H. (1968): Population trends of rhesus monkeys in villages and towns of northern India 1959—65. J. Anim. Ecol. 37, 199—204.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. D. STARCK, 6 Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14, Dr. Senckenbergische Anatomie der Universität

# Protokoll über die Geschäftsitzung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. am 16. Sept. 1969 in der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Anwesende: 55 Mitglieder, Sitzungsbeginn: 17.10 Uhr, Sitzungsende: 17.22 Uhr.

Eröffnung durch Herrn STARCK, 1. Vorsitzenden, der feststellt, daß sich unter den Anwesenden kein Nichtmitglied befindet.

1. Die den Mitgliedern ordnungsgemäß zugewandene Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr KLÖS verliest den Geschäftsbericht für 1968. Während der 42. Hauptversammlung in Bern kamen 92 an der Mammalogie interessierte Personen zusammen (32 nicht aus Deutschland); DDR-Mitglieder fehlten. Es wurden 41 Vorträge gehalten und verschiedene Exkursionen durchgeführt.

Die Zeitschrift für Säugetierkunde erschien mit Band 33 in 6 Heften. Nach dem Tode von ERNA MOHR übernahm Herr RÖHRS dankenswerterweise die Schriftleitung.

Der Schriftverkehr der Geschäftsstelle umfaßte 195 Ausgänge.

Die Mitgliederentwicklung war positiv. Am 1. 9. 1969 gab es 599 ordentliche Mitglieder, also 14 mehr als ein Jahr vorher. 4 Mitglieder — Dr. h. c. ERNA MOHR, Prof. Dr. J. SLIJPER, Architekt MELLIN und Dr. K. FELDBAUSCH verlor die Gesellschaft durch den Tod.

Es müsse eine stärkere Mitgliederwerbung einsetzen, um auch zu einer Auflagen-erhöhung der „Zeitschrift für Säugetierkunde“ zu kommen.

3. Der Schatzmeister gibt kurze Erläuterungen zu dem allen Mitgliedern schriftlich zugewandenen Kassenbericht für 1968. Das leichte Überwiegen der Einnahmen wird lediglich durch pünktlichere Beitragszahlungen einerseits und andererseits durch weniger Porti verursacht.
4. Herr POHLE gibt den Bericht der Kassenprüfer BECKER und POHLE ab und beantragt, den Schatzmeister und den Vorstand zu entlasten.
5. Gegen die beantragten Entlastungen erhebt sich kein Widerspruch.
6. Als Kassenprüfer für 1969 werden wieder die Herren BECKER, HERTER und POHLE gewählt.
7. Der Beitrag für 1970 wird durch Abstimmung auf 30,— DM festgesetzt.
8. Die Einladung für die 44. Hauptversammlung 1970 von Herrn FRICK nach München in der 2. Septemberwoche 1970 wird einstimmig unter Beifall angenommen.

Prof. Dr. STARCK  
1. Vorsitzender

Dr. KLÖS  
Geschäftsführer

SCHLAWÉ  
Schatzmeister  
für den Schriftführer

## Vorläufige Einladung

Die Jahreshauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde 1970 findet in der Zeit vom

7. September bis 11. September 1970

in München statt. Es wird gebeten, Vorträge für die Tagung bis zum 10. Juli 1970 beim Schriftführer (Dr. H.-J. KUHN, Anatomisches Institut, 6 Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Str. 14) anzumelden.

Wir bitten unsere Mitglieder, auch ausländische Kollegen auf die Tagung aufmerksam zu machen. Zusätzliche Einladungen werden vom Schriftführer gerne verschickt. Die Einladungen mit den Einzelheiten des Programmes werden rechtzeitig zugestellt.

Tagungsbüro: Prof. Dr. H. FRICK, 8 München 15, Anatomisches Institut der Universität, Pettenkofer Straße 11

*Soeben erschien:*

## Mathematisch-statistische Methoden in der praktischen Anwendung

Von Prof. Dr. EDMUND RENNER

Leiter der Milchwirtschaftlichen Abteilung des Instituts für Tierzucht und Haustiergenetik  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

1970. 116 Seiten mit 11 Abbildungen und 62 Tabellen sowie 13 tabellarischen Übersichten.  
Kartonierte 16,80 DM

Fundierte Ergebnisse auf fast allen Gebieten der Wissenschaft und Technik lassen sich heute kaum noch ohne den Einsatz mathematisch-statistischer Methoden erzielen. Der Nichtmathematiker sieht sich bei der Auswertung der Meßdaten seiner Versuche mit der Schwierigkeit konfrontiert, komplizierte mathematische Ableitungen durcharbeiten zu müssen, bevor er eine bestimmte statistische Methode für seinen speziellen Fall anwenden kann.

Um diesen Schwierigkeiten zu begegnen, werden im vorliegenden Buch die verschiedenen Methoden ohne unnötige mathematische Ableitung dargestellt. Jede Methode wird an Hand von Beispielen aus der Praxis ausführlich durchgerechnet. Dadurch dient dieses Buch sowohl dem Studenten, dem Doktoranden und angehenden Wissenschaftler, dem Ingenieur und Techniker als auch der technischen Assistentin als leicht zu handhabendes Hilfsmittel. Außerdem soll es dem fortgeschrittenen Statistiker eine schnelle Orientierung ermöglichen. Die Anwendungsbeispiele geben gleichzeitig Hinweise darauf, welche statistische Methode für ein gegebenes Auswertungsmaterial am besten zu gebrauchen ist. Prof. RENNER ist für die Abfassung eines solchen Buches prädestiniert, weil auch er sich als Nichtmathematiker im Laufe seiner wissenschaftlichen Arbeiten alle diese Methoden selbst erarbeiten mußte.

Trotz der bewußten Vereinfachung in der Darstellung der mathematisch-statistischen Methoden werden alle Methoden behandelt, die ein allgemeines Interesse bei der Auswertung von Untersuchungen beanspruchen können. Eine hervorragende Ergänzung stellt das Kapitel über Richtlinien zur Programmierung der behandelten statistischen Methoden auf elektronischen Tischrechnern dar.

---

## Biologische Variationsanalyse

Die statistischen Methoden zur Anwendung biologischer Versuche, insbesondere auf  
dem Gebiet der Tierzucht

Von Prof. Dr. G. BONNIER, Stockholm, und Prof. Dr. O. TEDIN, Svalöf

Deutsche Ausgabe nach der zweiten, neubearbeiteten schwedischen Auflage von  
Dr. H. O. GRAVERT, Kiel, der die Übersetzung besorgte, und von Dr. W. POLLHEIDE, Uppsala

1959. 208 Seiten mit 6 graphischen Darstellungen und zahlreichen Tabellen.  
Kartonierte 24,— DM; Leinen 28,— DM

„Der Aufbau und die klare Formulierung stempeln die ‚Biologische Variationsanalyse‘ zu einem grundgescheiten Buch, dessen Anschaffung jedem zu empfehlen ist, der mit biologischer Forschung oder der Auswertung biologischen Materials z. B. in der Tierzucht, in der Besamung oder beim Studium biologischer Arbeiten usw. zu tun hat.“

*ZuchtHygiene*

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

*Soeben erschien:*

# Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde

Von Dr. CORNELIS NAAKTGEBOREN

Zoologisches Laboratorium der Universität von Amsterdam

und Prof. Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER †

1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen. Ganz auf Kunstdruckpapier. In Ganzleinen 48,— DM.

Obwohl die Geburtskunde einen der wesentlichsten Vorgänge im Leben von Mensch und Tier behandelt, ist sie als Fachgebiet der Zoologie jahrhundertlang vernachlässigt worden. 1867 (KEHRER) und 1939 (DE SNOO) erschienen zwei von Medizinern verfaßte grundlegende Werke zur Geburtskunde. Auf ihnen baut die vorliegende Gemeinschaftsarbeit auf, mit der erstmalig ein von Zoologen geschriebenes Buch über die Biologie der Geburt vorliegt. Es schöpft aus der Fülle der Erscheinungsformen des Säugetierreiches und zieht in die Betrachtung auch solche Tiere mit ein, die aus medizinischer Sicht vielleicht weniger interessieren, für zoologische Vergleichszwecke aber von größter Bedeutung sind.

Ziel des Buches ist es, das Interesse für die vergleichende Geburtskunde zu stärken und einen Beitrag zum Fortschritt der geburtskundlichen Forschung durch *Human- und Veterinärmediziner* wie durch *Zoologen* zu leisten. NAAKTGEBOREN und SLIJPER haben eigene Erfahrungen und Untersuchungen mit hochaktuellen Deutungen neuer Forschungsergebnisse verarbeitet und sie mit bemerkenswerten Befunden aus benachbarten Wissensgebieten in anregende geistige Verbindungen gebracht. Die bisherigen Kenntnisse werden dargestellt, die Meinungen gegeneinander abgewogen und manche Wissenslücken, die endgültige Beurteilungen noch erschweren, klar herausgestellt.

Als vergleichende Geburtskunde läßt das Werk die artbedingten Unterschiede der physiologischen Geburtsvorgänge erkennen und erleichtert mit einer Fülle funktionell-anatomischer, embryologischer, physiologischer, endokrinologischer und ethologischer Angaben die Interpretation des Geburtsverhaltens. Das kommt vor allem den human- und veterinärmedizinischen Laboratorien, Kliniken und Instituten zugute, an denen man im Tierversuch bessere Einblicke in die wesentlichen Vorgänge bei Schwangerschaft und Geburt zu gewinnen sucht. Zugleich läßt es Zoologen der verschiedensten Spezialisierungsrichtungen manche bekannte Tatsache in einem neuen Licht sehen. Hochschullehrern wird das Buch die Vorbereitung von Vorlesungen über viele zoologische Themen erleichtern und Studenten als Nachschlagewerk dienen. Das mit zahlreichen Abbildungen, darunter einzigartigen Aufnahmen des Geburtsvorganges, ausgestattete Werk wendet sich über die genannten Kreise hinaus auch an Anthropologen und an Tierzüchter sowie an alle, die ihr Wissen um die Vorgänge und Zusammenhänge bei der Geburt von Säugetieren, einschließlich des Menschen, zu erweitern und zu vertiefen suchen.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 222091

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K.  
HERTER, Berlin — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Florenz  
— T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM,  
Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien  
— W. VERHEYEN, Antwerpen

Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 2

Mai 1970



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

LANGE, J.: Ein Beitrag zur phylogenetischen Stellung des Springbockes ( <i>Antidorcas marsupialis</i> Sundevall, 1847). — About the Phylogenetic Position of <i>Antidorcas marsupialis</i> .....	65
MALEC, F., und STORCH, G.: Zur Kenntnis der jungpleistozänen Wühlmaus <i>Pitymys melitensis</i> (Mammalia, Rodentia). — About <i>Pitymys melitensis</i> in Upper Pleistocene Layers .....	75
SCHULTZ, W.: Einige Bemerkungen zum Bau des Verdauungstraktes und der systematischen Stellung des Spitzzahnflughundes, <i>Harpyionycteris whiteheadi</i> Thomas, 1896 (Megachiroptera). — Gastro-Intestinal Tract and Systematic Position of the Harpybat ( <i>Harpyionycteris whiteheadi</i> ) .....	81
KAHMANN, H., und TIEFENBACHER, L.: Über Haarwechsel und Haarkleid des Gartenschläfers <i>Eliomys quercinus</i> Linnaeus, 1766. — Moulting of the Dormouse <i>Eliomys quercinus quercinus</i> .....	89
MAHNERT, V.: Das Vorkommen von <i>Crocidura suaveolens mimula</i> Miller, 1901 (Mamm., Insectivora) in Nordtirol gesichert. — Occurrence of <i>Crocidura suaveolens mimula</i> in North Tirol .....	104
LIENHARD, U.: Beitrag zu — Wasserspitzmaus, <i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl. — High Number of Embryos in <i>Neomys fodiens</i> .....	106
SPITZENBERGER, F.: Erstnachweise der Wimperspitzmaus ( <i>Suncus etruscus</i> ) für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum. — First Records of the Etruscan Shrew for the Island of Crete and Asia Minor .....	107
GAUCKLER, A., und KRAUS, M.: Kennzeichen und Verbreitung von <i>Myotis brandti</i> (Eversman, 1845). — Characteristics and Distribution of <i>Myotis brandti</i> .....	113
Schriftensschau .....	125
Nachtrag .....	128

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Sonderdrucke:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten.** Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Hefes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.



# Ein Beitrag zur phylogenetischen Stellung des Springbockes (*Antidorcas marsupialis* Sundevall, 1847)

Von JÜRGEN LANGE

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel

Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Herre

Eingang des Ms. 6. 3. 1970

## Einleitung

Die Gattung *Antidorcas* mit nur einer Art, dem Springbock *A. marsupialis*, vertritt die Gattung *Gazella* im südlichen Afrika. Die Frage ist von Interesse, wie die beiden Gattungen phylogenetisch zueinander stehen, ob zwischen ihnen klinhafte Veränderungen erkannt werden können und ob bei *Antidorcas* ähnliche Mosaikentwicklungen zu erkennen sind, wie sie innerhalb der Gattung *Gazella* beobachtet werden konnten (LANGE, 1970).

Zur systematischen Charakterisierung beider Gattungen wurden bisher in erster Linie Horn- und Fellmerkmale benutzt, Schädelbetrachtungen blieben im Hintergrund. Ich habe deshalb vor allem Schädelmerkmale erfaßt und diese Befunde mit den Besonderheiten in Fellfärbung, Hornform und Biologie in Zusammenhang gebracht.

Für eine Merkmalsbewertung am Schädel müssen die Größeneinflüsse erkannt werden, welche die Proportionen des Schädelganzen und seiner Einzelteile beeinflussen. Eine Analyse dieser Größeneinflüsse wird durch die Allometrieforschung ermöglicht (BOHLKEN, 1958, 1961, 1962, 1964, 1967; DOLAN, 1963; HERRE, 1962, 1964; HEYDEN, 1969; HOERSCHELMANN, 1966; REICHSTEIN, 1963; REMPE, 1962; RÖHRS, 1958, 1959, 1961; STOCKHAUS, 1964). Arbeiten gleicher Zielrichtung innerhalb der Familie Bovidae liegen für die Bovini von BOHLKEN (1958, 1961, 1962, 1964, 1967), die Strepsicerotini und Alcelaphini von LENZ (1952), die Cephalophini, Reduncini und Peleini von HEYDEN (1969), die Gazellini von LANGE (1970), die Caprini von HERRE u. RÖHRS (1955) und die Rupicaprini von DOLAN (1963) vor.

## Material und Methode

### a. Material

Grundlage dieser Arbeit sind 48 Springbockschädel (28 ♂♂ und 20 ♀♀). Es wurden nur adulte Tiere vermessen (Alterskriterium: der Durchbruch des dritten oberen Molaren). Ferner wurde darauf geachtet, daß alle Schädel eine unbeschädigte CBL oder wenigstens eine unbeschädigte Schnauzen- oder Hirnlänge besaßen, damit im Vergleich mit der Gattung *Gazella* stets das gleiche Bezugsmaß gewählt werden konnte.

Das Material wurde mir von folgenden Museen für die Bearbeitung zur Verfügung gestellt: Institut für spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brüssel; Naturmuseum und Forschungsinstitut „Senckenberg“, Frankfurt/M.; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; British Museum of Natural History, London; Zoologische Staatssammlung des Bayrischen Staates, München; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Den Direktoren der Museen und den Leitern der Säugetierabteilungen danke ich vielmals für ihr großzügiges Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft.

## b. Methode

Insgesamt wurden 40 Maße am Schädel und den Hörnern (Maßentnahme nach DUERST, 1925) genommen, von denen die wichtigsten sind: *Schädelmaße*: 1. Basallänge: Spitze d. Praemax. bis oraler Rand d. For. magn. occ.; 2. Gaumenlänge: Spitze d. Praemax. bis Choanenspitze; 3. Hirnschädellänge: Choanenspitze bis oraler Rand d. Form. magn. occ.; 4. Schnauzenlänge: Spitze d. Praemax. bis Ende d. Molarenreihe; 5. Hirnkapsellänge: abor. Rand d. For. magn. occ. bis Fossa ethm.; 6. Praemaxillarlänge: orale bis abor. Spitze d. Proc. nas.; 7. Länge der gesamten Molarenreihe; 8. Länge d. Praemolarenreihe; 9. Länge d. Molarenreihe; 10. Länge der Profilinie: Opisthion bis mittl. orale Spitze des Nas., entlang der Sagittalnaht; 11. Nasallänge: entlang d. Sagittalnaht; 12. Frontallänge; 13. Parietallänge; 14. Schnauzenbreite: an der vorderen Praemax.-Max.-Naht; 15. orale Nasalbreite: am vorderen Nasalrand; 16. aborale Nasalbreite: am Treffpunkt von Front., Nas., und Lacr.; 17. Tuber-malar-Breite; 18. Infr-orbitalbreite: an der Front.-Lacr.-Naht; 19. Biorbitalbreite: größte Breite zw. den Außenrändern der Orbitae; 20. Hirnschädelbreite; 21. Stirnweite: größte Breite zw. Hornansatz u. Orbitae; 22. Jugalbreite; 23. Occipitalbreite; 24. Occipitalhöhe: Opisthion bis Occipitalcrista.

*Hornmaße*: 1. Größte Hornlänge: entlang d. Krümmung; 2. Sehne der Hornkrümmung; 3. Umfang des Hornes an der Basis; 4. Umfang des Hornzapfens an der Basis; 5. Basisabstand der Hörner, an den Außenrändern gemessen; 6. Größte Auslage der Hörner; 7. Spitzenabstand der Hörner.

Alle Maße sind in cm angegeben. Für die meisten Maße wurde eine univariate Analyse durchgeführt. In der Tabelle werden die Mittelwerte, die Minimum- und Maximumwerte, die Anzahl der Schädel (n) und der Variabilitätskoeffizient (V) angegeben. Zwischen den Geschlechtern wurden die Mittelwerte auf Signifikanz geprüft. Die t-Werte wurden aus dem Tabellenwerk der Geigy A.G. entnommen. Im Text und in der Tabelle 1. werden für die Signifikanz folgende Symbole benutzt:

99,9 %	Wahrscheinlichkeit:	+++
99,0 %	Wahrscheinlichkeit:	++
95,0 %	Wahrscheinlichkeit:	+

Mit der univariaten Methode lassen sich Unterschiede in den absoluten Maßen zwischen beiden Geschlechtern erkennen. Will man bei verschieden großen Schädeln jedoch die größenbedingten Wandlungen in den Schädelproportionen erkennen, so reicht die univariate Methode nicht aus, sondern man muß auf die divariate Betrachtungsweise zurückgreifen. Dazu werden die einzelnen Meßpunkte im doppelt logarithmischen System graphisch dargestellt. Die allometrischen Beziehungen werden durch die Formel  $\log y = \log b + a \cdot \log x$  erfaßt. Der Allometrieexponent a wurde nach der Formel für Hauptachsen berechnet (REMPE, 1962). Anschließend wurde ein Test der Hauptachsen durchgeführt, und zwar innerhalb der Gattung *Antidorcas* ♂♂ gegen ♀♀ und zwischen *Antidorcas* und den beiden Untergattungen der Gattung *Gazella*, also *Nanger* (*G. dama*, *G. soemmerringi*, *G. granti*) und *Gazella*, einschließlich *Trachelocele* (LANGE, 1970).

Um die Form der Hörner metrisch ebenfalls zu erfassen, wurden einige Indices berechnet:

1. Hornbasisindex: % des Basisumfanges an der Hornlänge
2. Hornkrümmungsindex: % der Hornsehne an der Hornlänge
3. Seitl. Hornkrümmung: % des Spitzenabstandes an der größten Auslage.

## Allgemeine Kennzeichen von *Antidorcas marsupialis*

Der Springbock erreicht eine Körperhöhe von 80 cm und ein Gewicht von durchschnittlich 30 bis 40 kg (BRYDEN, 1899; HALTENORTH, 1963; OBOUSSIER, 1964). Das hellisabell bis rötlich-braune Fell ist gegen den weißen Bauch durch ein haselnuß- bis schwarzbraunes Flankenband abgegrenzt. Der weiße Spiegel geht direkt in die weiße Rückenfalte über, die aufgeklappt werden kann und in der eine Rückendrüse liegt. Rückenfalte und Spiegel sind durch ein dunkelbraunes Band gesäumt. Die für Gazellen typische und als ursprünglich erachtete Gesichtszeichnung (LANGE 1970) — dunkle Stirn und Nasenrücken, dunkler Backenstreif, heller Überaugenstreif — ist in etwas abgewandelter Form auch beim Springbock vorhanden: Gesicht rein weiß; Stirn und Krone zwischen den Hörnern wie der Rücken braun gefärbt; Nasenrücken hingegen weiß; dunkler Backenstreif von der Muffel bis zur Praeorbitaldrüse (Abb. 1). Auch Schwärzlinge sind bekannt und treten auf einigen Farmen sogar sehr häufig auf (COURTENAY-



Abb. 1. Springbockherde im Zoo Krefeld (Aufnahme: L. SCHLAWE)

LATIMER, 1961), was die Bedeutung des „Gründereffektes“ (MAYR, 1942; GÜNTHER, 1962) hervorhebt. Jedoch handelt es sich bei den Tieren nur um teilmelanine Formen, bei denen die Blesse stets sehr gut entwickelt ist. Ähnliche Farbmutanten sind von der europäischen Gemse bekannt (NIETHAMMER, 1969).

Die Hörner der ♂♂ stehen in ihrem basalen Teil sehr dicht zusammen, divergieren in ihrer unteren Hälfte stark und konvergieren in ihrem oberen Teil, besitzen also eine ausgesprochene Leierform. Die nicht geringelten Spitzen sind stets scharf einwärts und meistens auch abwärts gebogen. Im basalen Hornteil folgen 17 bis 25 Hornwülste sehr dicht aufeinander. Die obersten 6 cm sind glatt. Im weiblichen Geschlecht sind die Hörner knapp  $\frac{3}{4}$  so lang wie im männlichen, auch leierförmig, erreichen aber nicht eine so große seitliche Auslage wie im männlichen Geschlecht; sie sind nicht nur kürzer, sondern auch schlanker als die der ♂♂. 15 bis 22 Ringe schwach vorhanden.

Der Schädel von *Antidorcas* (Abb. 2) ist durch einen langen Gesichts- und kurzen Hirnschädel charakterisiert. Das stark geschwungene Praemaxillare biegt in seinem mittleren Teil weit nach außen, so daß die Tiere, ähnlich wie *G. subgutturosa*, eine weite Nasenöffnung haben. Oft reicht das Praemaxillare nicht bis an das Nasale oder begrenzt dieses höchstens mit seiner Schmalseite. Die sehr langen und breiten Nasalia enden caudal geschwungen im Frontale, ihre Fronto-Nasal-Naht erinnert an die von *G. thomsoni*. Die Ethmoidallücke ist, wenn überhaupt vorhanden, sehr klein. Das große, breite Lacrimale ist gerade nach vorn gerichtet. Die Voraugendrüsengrube ist sehr tief, das Tuber malare nicht sehr gut ausgebildet. Der erste Praemolar fehlt im Unterkiefer stets und im Oberkiefer sehr häufig. Die Molarenreihe ist durch diese Reduktion des Praemolaren kurz, sie ist gleichzeitig stark gebogen. Das Gaumendach ist schmal, das Palatinum klein und endet spitz im Maxillare. Die sehr breite Choane geht stumpf ins Gaumendach über. Die Frontalia wölben sich zwischen den Hörnern stark auf. Das Parietale verläuft zunächst auf gleicher Höhe wie die Frontalia und biegt dann am Tuber parietale nach unten. Die Occipitalcrista ist infolge der starken Hornentwicklung caudal geneigt. Breite, aber flache Processus jugulares überragen die großen, aufgetriebenen Bullae kaum oder gar nicht. Die Schädel der weiblichen Tiere sind ähnlich gestaltet wie die der männlichen. Jedoch sind das Basisoccipitale und Basisphenoidale breit und nicht gefurcht. Auch die Occipitalcrista ragt nicht nach hinten über, sondern der Hirnschädel ist stärker abgerundet, und die Hinterhauptshöhe ist mehr senkrecht gestellt.



Abb. 2. Schädel von *Antidorcas* ♂ (Maßstab in cm)

Bevorzugte Weidepflanzen scheinen *Rhigozum trichotomum* und *Arestida obtusa* zu sein, aber auch Früchte und Knollen, die mit den Hufen freigescharrt werden, werden gerne gefressen. Die Tiere sind vom Wasser weitgehend unabhängig; sie suchen häufig Salzpfannen auf (ELOFF, 1962).

Nach einer Tragzeit von 171 Tagen wird das cremefarbene Jungtier zwischen Ende September und Ende November geworfen (BUCKLEY, 1876; BRYDEN, 1899; SHORTRIDGE, 1934; ASDELL, 1946; ROBERTS, 1951). Die Wurfzeit ist geographisch unterschiedlich, so daß auch im Juni-Juli vereinzelt noch Jungtiere zu beobachten sind (HAAGNER, 1920).

Wegen des ausgezeichneten Fleisches und der Felle wegen wird der Springbock heute mit dem Vieh zusammen in größeren Herden auf den Farmen gehalten und sein Bestand gemehrt (HAAGNER, 1920; KNOBEL, 1958; ANSELL, 1968), ein Beispiel für erfolgreiches Wildlife-management.

## Vorkommen

Die nördliche Verbreitungsgrenze des in Südafrika vorkommenden Springbockes ist der Zambesi (Abb. 3). Im SW seines Verbreitungsgebietes zieht der Springbock weiter nach N bis nach Angola, wo er auf die SW-Gebiete zwischen Cunene River und Benguela und auf die Gebiete zwischen der Küste und den Küstengebirgen beschränkt ist.

## Biologie

Der Springbock lebt ebenso wie die Gazellen in Gruppen von 5 bis 50 Tieren in offener Graslandschaft oder ariden Gebieten, vergesellschaftet mit Bleißbock, Gnu, Zebra und Strauß (SCLATER und THOMAS, 1898; SHORTRIDGE, 1934; HALTENORTH, 1963), oft auch in Schafherden (SHORTRIDGE, 1934).

Bevor ihr Bestand durch die starke Besiedlung Südafrikas dezimiert wurde, kam es in unregelmäßigen Abständen zu großen Wanderungen riesiger Herden: 1896 fand der letzte große Springbockzug statt, bei dem die wandernden Tiere eine Fläche von 220×25 km bedeckten. In Namaqualand zogen in Abständen von etwa 10 Jahren Millionen von Springböcken ans Meer und kamen dort um, so daß an der Küste Tierleichen in mehr als 50 km Ausdehnung lagen (CRONWRIGHT-SCHREINER, 1925). Über die auslösenden Faktoren ist nichts bekannt (ROBINSON, 1951; HALTENORTH, 1963; CHILD and LE RICHE, 1969). Heute kommt es nicht mehr zu Wanderungen solchen Ausmaßes. Allerdings berichtet ELOFF (1961) von einer Ansammlung von 80 000 bis 90 000 Tieren im Aminuis-Reservat als Höhepunkt einer OW-Wanderung.

Der heutige Bestand in der Südafrikanischen Union ist durch Jagdgesetze und Haltung auf den Farmen gesichert (BIGALKE, 1958). In SW-Afrika ist er selten oder fehlt ganz (ANSELL, 1968). Über die heutige Verbreitung in Angola und Botswana liegen keine neueren Berichte vor (ANSELL, 1968).

### Unterarten

Wegen der zu geringen Individuenzahl konnte ich keine Analyse der Unterarten durchführen. Die auch in neueren Arbeiten (HALTENORTH, 1963; ANSELL, 1968) als Unterarten angesehenen drei Formen heben sich in der Fellfärbung und Größe voneinander ab: 1. *A. m. marsupialis*: Kapland, Orange-Freistaat, Transvaal; Gesicht ganz weiß oder oberer Teil der Stirn nußbraun; Augenstreif vorhanden. — 2. *A. m. hofmeyeri*: Bechuanaland und Großnamaqualand; Braun der Stirn geht stufenlos in das Weiß des Gesichtes über; längere Ohren; schwächerer Flankenstreifen; Hörner sehr eng gestellt; Schädel ähnlich wie der von *angolensis*. — 3. *A. m. angolensis*: SW-Angola ab Benguella-Bezirk südwärts bis Kaokoveld und N-Namib, zwischen Mossamedes und Benguella weitgehend ausgerottet; Schädel größer und schmaler als bei den übrigen Formen.

Die Grenzen zwischen den einzelnen Unterarten sind fließend (ANSELL, 1968).



● *A. marsupialis*

Abb. 3. Verbreitung von *Antidorcas*

### Sexualdimorphismus

Vergleicht man die weiblichen Schädel mit denen der ♂♂, so fallen zunächst die schwächeren Hörner im weiblichen Geschlecht auf. Die Hörner der ♀♀ erreichen knapp  $\frac{3}{4}$  der Länge der männlichen. Aber sie sind nicht nur kürzer, sondern auch viel schlanker, wie sich durch den Hornbasisindex (♂: 45% — ♀: 34%) und bei einer divariaten Analyse mit der Hornlänge als Bezugsmaß zeigt. Wegen der negativen Allometrie in der Korrelation Hornlänge/Hornbasisumfang wäre zu erwarten, daß die ♀♀ relativ dickere Hörner als die ♂♂ besitzen. Aber die Hörner sind im weiblichen Geschlecht größenunabhängig schlanker (Abb. 4). Bei der Unterart *angolensis* sollen die Unterschiede in der Behornung zwischen den Geschlechtern nicht so groß sein (ROBERTS, 1951). In der divariaten Analyse zeigt sich, daß die *angolensis*-♀♀ annähernd so lange Hörner haben wie die ♂♂; die Hörner sind jedoch wie in den beiden anderen Unterarten größenunabhängig viel schlanker (Abb. 4). Die Hörner der weiblichen Tiere sind ebenfalls leierförmig, aber nicht so stark gebogen wie die der ♂♂:

	♂♂	♀♀
Hornspitzenindex	51.80 (24)	70.25 (19)
Hornschneckenindex	81.02 (27)	91.25 (17)

Die Schädel sind bei den ♀♀ oft kleiner, in der CBL ergeben sich jedoch keine signifikanten Unterschiede. Diese Feststellung trifft auch für die meisten Längenmaße zu. Univariat sind die ♀♀ in der Hirn-, Schnauzen-, Praemaxillar- und Nasallänge annähernd gleich groß wie die männlichen Tiere. Lediglich in der Profillinie sind die ♂♂ infolge stärkerer Aufwölbung der Frontalia, als Horneinfluß, signifikant länger (+). Dagegen haben die ♀♀ eine absolut längere Molarenreihe (++). In der Schädelbreite bestehen zwischen den beiden Geschlechtern Unterschiede, die weiblichen Tiere haben einen schmaleren Schädel als die männlichen. Außer in der Tubermalar- und Jugalbreite sind diese absoluten Unterschiede signifikant (+++). Unterschiede bestehen auch in der Occipitalhöhe, die im weiblichen Geschlecht erheblich niedriger ist(+++).

Analysiert man die Schädel beider Geschlechter mit der divariaten Methode, so spielt der univariat nicht mehr signifikant faßbare Unterschied in der CBL bei der Proportionierung und der relativen Größe eine durchaus entscheidende Rolle. Die univariat festgestellten Unterschiede in der Schädelbreite erweisen sich außer in der Biorbitalbreite alle als größenkorreliert. In der Biorbitalbreite sind die ♀♀ nicht nur absolut, sondern auch größenunabhängig schmaler. Außer in der Biorbitalbreite findet noch in der Korrelation CBL/Schnauzenlänge eine größenunabhängige Wandlung statt. Wie die ♀♀ der Arten von *Gazella* (LANGE, 1970) haben auch jene von *Antidorcas* eine längere Schnauze. Offensichtlich ist eine solche Verlängerung des Gesichtschädels im weiblichen Geschlecht für die gesamten Boviden charakteristisch. Denn nicht nur in diesen beiden Gattungen, sondern auch bei den Bovini (BOHLKEN, 1962)

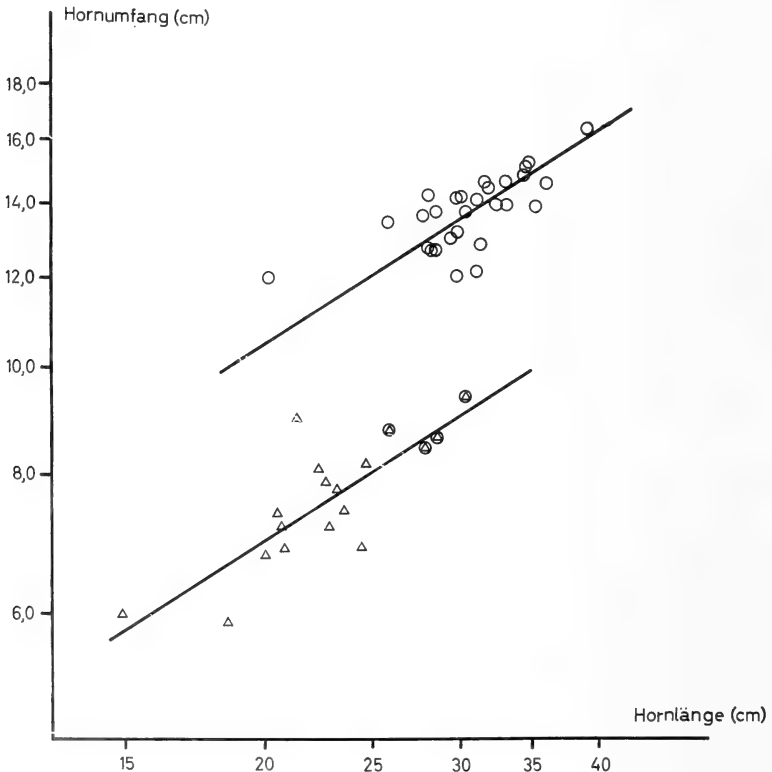


Abb. 4. Hornbasumfang in Beziehung zur Hornlänge; größenunabhängige Unterschiede zwischen ♂♂ (○) und ♀♀ (△); *angolensis*-♀♀ (○ + △) verhalten sich wie die übrigen ♀♀

und den Strepsicerotini (LENZ, 1952) wurde eine solche Verlängerung festgestellt. In Abhängigkeit von der Schnauzenlänge ist auch die Molarenreihe bei den ♀♀ absolut und größenunabhängig länger. Die Verlängerung der Molarenreihe kommt durch eine solche der Praemolarenreihe zustande, wie das Verhältnis Praemolaren zu Molaren zeigt (♂♂: 40,5—♀♀: 44,0%). In allen anderen Maßkombinationen sind die weiblichen Schädel „verkleinerte“ männliche.

### Vergleich mit der Gattung *Gazella*

Der Schädel von *Antidorcas* liegt größenmäßig zwischen dem der beiden *Gazella*-Untergattungen *Nanger* und *Gazella*, so daß sich die Frage erhebt, ob der *Antidorcas*-Schädel auch in seiner Form als intermediär zwischen beiden Untergattungen anzusehen ist. Doch der Schädel des Springbockes zeigt zumindest einige charakteristische Besonderheiten: in der Reduktion und Kürze der Molarenreihe, der Länge und der Form der Nasalia und einer größenunabhängig höheren Schädelbreite. Lediglich in der Tubermalar-Breite ist die Untergattung *Gazella* größenunabhängig noch breiter als der Springbock, *Nanger* jedoch schmaler. Die in den Breitenmaßen oft auftretenden Steigungsunterschiede der Allometrieggeraden zwischen den beiden Gattungen sind wohl in erster Linie methodisch bedingt; die Breitenmaße zeigen beim Springbock eine große Variabilität und eine schlechte Korrelation zur CBL, so daß die nicht sehr große Zahl der

Maße	Männliche Tiere				Weibliche Tiere				
	n	M	min — max	V	n	M	min — max	V	t
CBL	26	20.98	19.06—23.05	5.43	18	20.71	19.28—21.97	3.76	—
Hirnlänge	26	10.50	9.67—11.48	5.15	20	10.39	9.53—11.54	4.62	—
Schnauzenlänge	27	12.51	11.18—13.31	4.45	18	12.60	11.60—13.87	4.01	—
Molarenreihe	27	6.36	5.62—7.00	5.02	20	6.60	5.73—7.39	6.04	+
Profillänge	27	25.23	23.3—27.9	5.15	16	24.32	23.1—26.1	3.97	+
Hirnvolumen	24	127.00	95—161	12.58	18	126.20	105—145	10.43	+
Schnauzenbreite	27	2.35	1.92—2.79	8.15	16	2.17	1.68—2.56	10.34	+
Tubermalar-Breite	28	6.55	6.04—7.12	4.56	18	6.55	5.74—7.08	5.56	+
Infraorbitalbreite	28	6.87	6.16—7.51	5.81	20	6.42	5.82—7.01	6.20	+
Biorbitalbreite	27	10.13	9.48—10.95	3.19	19	9.61	9.02—10.02	3.11	+
Jugalbreite	27	9.07	8.33—9.78	3.94	18	8.91	8.27—9.56	3.71	+
Hirnbreite	27	6.90	6.25—7.60	5.02	20	6.64	6.21—7.07	3.41	+
Nasallänge	28	8.00	6.72—9.55	9.34	16	7.92	6.93—9.24	7.94	—
aborale Nasalbr.	27	2.75	2.33—3.22	7.18	15	2.62	2.24—3.00	8.52	—
Praemaxillarlänge	28	7.72	6.79—9.11	7.26	17	7.72	7.22—8.44	5.08	—
Occipitalhöhe	27	2.80	2.35—3.54	9.78	20	2.44	2.21—2.80	7.03	+
Occipitalbreite	20	6.60	6.10—7.25	4.68	12	6.31	5.73—6.89	4.51	+
Hornlänge	27	31.10	20.3—39.6	12.95	18	23.04	14.9—30.4	16.25	+

vermessenen Schädel bemerkbar wird. Der bei der Gattung *Gazella* festgestellte Befund, daß die größeren Arten stets relativ schmaler sind, läßt sich also nicht auf den Vergleich der beiden Gattungen übertragen.

Der Schädel des Springbockes ist nicht nur breiter, sondern im Occipitalbereich auch größenunabhängig höher als bei *Nanger*. Daher und wegen der großen Länge der Nasalia erklärt sich auch die relativ sehr große Profillänge bei *Antidorcas*. In der Korrelation CBL/Hirnlänge besitzt der Springbock einen größenunabhängig viel kürzeren Hirnschädel als die Untergattung *Gazella*. Weniger stark sind die Unterschiede gegenüber *Nanger*. Innerhalb dieser Untergattung sind zwischen den Arten größenunabhängige Wandlungen festzustellen, so besitzt *granti* einen größenunabhängigen längeren Hirnschädel als die beiden anderen Arten (LANGE, 1970), so daß die Hauptachsen der Arten parallel verschoben sind. In dieser Tatsache liegt bei einem Vergleich zwischen *Antidorcas* und *Nanger* auch der signifikante Steigungsunterschied der Allometriergeraden begründet. *Antidorcas* besitzt einen relativ kürzeren Hirnschädel als die gesamte Untergattung *Nanger*. Bei einem Vergleich mit den einzelnen Arten zeigt sich, daß *Antidorcas* einen größenunabhängig erheblich kürzeren Hirnschädel als *G. granti* besitzt, in diesem Merkmal aber in etwa der *G. soemmeringi* und besonders *G. dama* ähnelt. In der Beziehung CBL/Schnauzenlänge sind die *Nanger*-Arten in ihrer Gesamtheit größenunabhängig länger, d. h. sie besitzen einen relativ längeren Gesichtsschädel. In diesem Merkmal entspricht der Springbockschädel annähernd demjenigen von *G. granti*. Der *Antidorcas*-Schädel hebt sich von den beiden Untergattungen *Nanger* und *Gazella* durch seine große Breite, dem kurzen Hirnschädel, die Länge der Nasalia und die Reduktion der Praemolaren klar ab. In der Schädelproportionierung gleichen die Springbock-Schädel eher den kleineren der *Gazella*-Arten als den schmaleren der *Nanger*-Arten.

Bei *Antidorcas* ist die Hirnschädelbreite im Zusammenhang mit einem hohen Hirnkapselvolumen hoch. Dieses ist größenbezogen sogar noch höher als bei den kleineren *Gazella*-Arten. Die Unterschiede gegenüber der Untergattung *Nanger* sind noch deutlicher. Bei einem Vergleich mit den einzelnen *Nanger*-Arten zeigt *G. granti* wegen ihrer großen Hirnkapsellänge ein größenbezogen nur wenig kleineres Hirnkapselvolumen. Auch in der Korrelation Körpergewicht/Hirngewicht (Maße nach OBOUSSIER, 1964 und 1966) sind die Werte für *G. granti* und *Antidorcas* größenbezogen gleich groß, während die Thomsongazelle als Vertreter der Untergattung *Gazella* ein größenunabhängig geringeres Hirngewicht aufweist. Aus dieser Tatsache ließe sich schließen, daß die Form des Gehirns bei *Antidorcas* und *G. granti* unterschiedlich ist: der Springbock ein kurzes und breites Gehirn besitzt, die Grantgazelle aber ein langes und schmales.

Sicherlich ist das größenunabhängig hohe Hirnkapselvolumen auch ein Zeichen der höheren Spezialisierung von *Antidorcas*, denn nach OBOUSSIER (1966, 1967) besitzt der Springbock unter den Gazellinae auch das am höchsten entwickelte Hirnfurchenmuster, obgleich auch noch einige Anklänge an das einfachere der Grantgazelle zu finden sind.

*Antidorcas* macht anschaulich, daß Primitivmerkmale und starke Spezialisierung mosaikartig gemischt sind. So stehen die sehr langen Nasalia und die kurzen Praemaxillaria als Zeichen geringer Entwicklung anderen hochspezialisierten Merkmalen gegenüber: Fehlen der Ethmoidallücke, Reduktion der Praemolaren, kompliziertes Hirnfurchenmuster und Ausbildung der Rückendrüse.

Insgesamt ist die Gattung *Antidorcas* gegenüber den Gazellen verhältnismäßig stark abgewandelt und darf als hoch evoluiert gelten. Es fehlen die Inguinal- und Carpaldrüsen, eine in einer Haarfalte liegende Rückendrüse ist als Neubildung aufzufassen. Die Zeichnung des Felles stimmt abgesehen von der Rückenfalte und der Ausbildung einer Blesse mit derjenigen der Gazellen weitgehend überein. Neben diesen Merkmalen weist, wie bei der Gattung *Gazella* gezeigt werden konnte (LANGE, 1970), auch die Leierform der Hörner auf eine Höherentwicklung hin, ebenso wie das Hirnfurchen-



muster (OBOUSSIER, 1966 und 1967). An der Schädelform sind wiederum sowohl progressive (Reduktion der Praemolaren und Verkürzung der Molarenreihe, aborale Verbreiterung der Nasalia über die Ethmoidallücke, konvexe Naso-Frontal-Naht) als auch primitive Merkmale (lange Nasalia; wenn überhaupt vorhanden, der geringe Praemaxillar-Nasal-Kontakt) zu beobachten. Die langen rechteckigen Nasalia erinnern an diejenigen der Untergattung *Nanger*, was KNOTTNERUS-MEYER (1907) veranlaßte, allein auf Grund dieses einen Merkmales *Antidorcas* und *Nanger* in einer Unterfamilie zu vereinen. In der allgemeinen Schädelkonstruktion ist *Antidorcas* jedoch von der gesamten Gattung *Gazella* unterschieden. Eine gerichtete Entwicklungstendenz zwischen beiden Gattungen ist nicht zu erkennen. Im Sexualdimorphismus können jedoch ebenso wie in der Gattung *Gazella* zwischenartige Übereinstimmungen, auch solche zwischen den beiden Gattungen, erkannt werden. So sind die Schädel der ♀♀ kleiner. Allerdings sind diese Unterschiede bei *Antidorcas* nicht signifikant. Die Hörner der ♀♀ sind im allgemeinen mehr oder weniger stark reduziert, nur selten entsprechen sie annähernd den männlichen (*G. granti* und *A. m. angolensis*). Durch den Horneinfluß kommt es bei den geringer behornen weiblichen Tieren zu einer Ab rundung des Hirnschädels und damit zu einer geringeren Occipitalhöhe, eine Tatsache, die auch schon von LENZ (1952) an Strepsicerotini beobachtet werden konnten. Die relative Verbreiterung der Schädel im männlichen Geschlecht ist beim Springbock nicht so stark ausgeprägt wie in der Gattung *Gazella*, sie ist lediglich im Orbitalbereich zu beobachten. Dagegen ist in beiden Gattungen im weiblichen Geschlecht stets die Verlängerung des Gesichtsschädels und aller damit im Zusammenhang stehender Einzelknochen zu erkennen. Da diese Tatsache nicht nur für *Gazella* und *Antidorcas* zutrifft, sondern von LENZ (1952) auch für Strepsicerotini und von BOHLKEN (1962) für Bovini beschrieben wurde, kann eine größenunabhängige Verlängerung der Schnauzenpartie im weiblichen Geschlecht wohl als für alle Boviden charakteristisch angesehen werden.

Die Gattung *Antidorcas* weist also viele Übereinstimmungen mit der Gattung *Gazella* auf, darf wegen ihrer vielen fortschrittlichen Merkmale gegenüber *Gazella* jedoch als höher evoluiert bezeichnet werden.

### Zusammenfassung

Unter Berücksichtigung der Hornform, Fellzeichnung und anderer charakteristischer Eigenschaften konnte an Hand einer Schädelanalyse gezeigt werden, daß *Antidorcas* zwar viele Übereinstimmungen mit der Gattung *Gazella* aufweist, insgesamt aber als höher evoluiert zu bezeichnen ist. Klinhafte Veränderungen zwischen beiden Gattungen konnten nicht erkannt werden.

Der Sexualdimorphismus ist viel geringer ausgeprägt als in der Gattung *Gazella*, jedoch ist auch bei *Antidorcas* wie wohl bei allen Boviden eine Verlängerung des Gesichtsschädels im weiblichen Geschlecht festzustellen.

### Summary

#### *About the Phylogenetic Position of Antidorcas marsupialis*

48 skulls of *Antidorcas* were analysed by allometric methods and results were compared with other morphological characteristics like skin colour, horn shape etc. In many respects *Antidorcas* is similar to genus *Gazella*, but *Antidorcas* is higher evolved. Clines or trends between both genera could not be recognized.

There is a much lesser sexual dimorphism in *Antidorcas* than in *Gazella*. But as in other Bovidae a prolongation of the facial crane is found in the females of *Antidorcas* too.

### Literatur

- ANSELL, W. F. H. (1968): Preliminary Identification Manual for African Mammals: 8. Artiodactyla. Smith. Inst. U. S. Nat. Mus.; Washington.

- ASDELL, S. A. (1946): Patterns of Mammalian Reproduction. Comstock Publishing Company, Ithaca.
- BIGALKE, R. C. (1958): On the present status of ungulate mammals in South West Africa, *Mammalia*, **22**, 478—497.
- BOHLKEN, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Trib. Bovini Simpson, 1945). *Zool. Jb.* **68**, 113—202.
- (1961): Allometrische Untersuchungen an den Schädeln asiatischer Wildrinder. *Z. Säugetierkunde* **26**, 147—154.
- (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel *Bos primigenius* Bojanus, 1927. *Morphol. Jb.* **103**, 509—661.
- (1964): Vergleichende Untersuchungen an den Schädeln wilder und domestizierter Rinder. *Z. w. Z.*, **170**, 323—418.
- (1967): Beitrag zur Systematik der rezenten Formen der Gattung Bison, H. Smith, 1827. *Z. zool. Syst. Evol.* **5**, 54—110.
- BRYDEN, H. A. (1899): Great and small game of Africa. Rowland Ward, London.
- BUCKLEY, T. E. (1876): On the past and present geographical distribution of the large mammals of South Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 277—293.
- CHILD, G., and LE RICHE, J. D. (1969): Recent Springbok treks (mass movements) in South-Western Botswana. *Mammalia* **33**, 499—504.
- COURTENAY-LATIMER, M. (1961): The black Springbok. *Afr. Wildlife* **15**.
- CRONWRIGHT-SCHREINER, S. C. (1925): The migratory springbucks of South Africa. T. Fisher, London.
- DOLAN, J. M. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Tribus Rupicaprini Simpson, 1945; *Z. zool. Syst. Evol.* **1**, 311—407.
- DUERST, J. U. (1925): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern, in *Abderhalden. Handb. biol. Arbeitsmeth.*, Abt. 7; Bern.
- EE, C. A. VAN (1962): The distribution of ungulates in the Orange Free State. *Ann. Cape prov. Mus.* **2**, 53—55.
- ELLERMANN, J., MORRISON-SCOTT, T., and HAYMAN, R. W. (1953): Southern African Mammals, 1758—1951: a reclassification. Trustees of the British Museum (N. H.), London.
- ELOFF, F. C. (1961): Observations on the migration and habits of the antelopes of the Kalahari Gemsbok Park, III. Koedoe, **4**.
- (1962): Observations on the migration and habits of the antelopes of the Kalahari Gemsbok Park, IV. Koedoe, **5**, Pretoria.
- GEIGY, A. G. (1960): Pharmazeut. Abt. (herausg.): Documenta Geigy, wissenschaftliche Tabellen. Basel.
- GÜNTHER, K. (1962): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959. *Fortschr. Zool.* **14**.
- HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I. *Handb. d. Zool.* **32**.
- HERRE, W. (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformung zu zwischenartlichen Umbildungen. *Zool. Anz.* **169**, 68—77.
- (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. *Zool. Anz.* **172**, 403—425.
- und RÖHRS, M. (1955): Über die Formenmannigfaltigkeit des Gehörns der Caprini Simpson, 1945. *Zool. Gart. (N. F.)* **22**, 85—110.
- HEYDEN, K. (1969): Studien zur Systematik von Cephalophinae Brooke, 1876, Reduncini Simpson, 1945, und Peleinae, Sokolow, 1953 (Antilopinae Baird, 1857). *Z. w. Z.* **178**, 348—441.
- HOERSCHELMANN, H. (1966): Allometrische Untersuchungen am Rumpf und Flügel von Schnepfenvögeln (Charadriiformes). *Z. zool. Syst. Evol.* **4**, 209—317.
- KETTLITZ, W. K. (1962): Distribution of Larger Game Mammals in Transvaal. *Ann. Cape prov. Mus.* **2**, 118—137.
- KNOBEL, R. (1958): Present day status of certain Ungulates in the Union of South Africa. *Mammalia*, **22**, 498—503.
- KNOTTNERUS-MEYER, T. (1907): Über das Tränenbein der Huftiere. *Arch. Naturgesch.* **73**, 1—152.
- LANGE, J. (1970): Studium an Gazellenschädeln; ein Beitrag zur Evolution der Gattung *Gazella* Blainville, 1816. Im Druck, 1970.
- LENZ, C. (1952): Vergleichende Betrachtungen an Antilopen; die Systematik der Gattung *Alcelaphus* und *Strepsicerus*. *Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. Phys.* **63**, 404—476.
- LYDEKKER, R., and BLAINE, G. (1907): Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (N. H.), Vol. III.; London.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- NIETHAMMER, J. (1969): Eine Methode zur Ermittlung der Vererbungsweise auffälliger Mutationen bei Wildtieren. *Z. Säugetierkunde* **34**, 84—90.

- OBOUSSIER, H. (1964): Über die individuelle Variation innerhalb einer Population des Springbocks unter besonderer Berücksichtigung des Hirns und der Hypophyse. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst., (Kosswig-Festschr.); Hamburg, 119—132.
- (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution. Untersuchungen an Boviden II. (Subfam. Cephalophinae und Antilopinae nach Simpson, 1945). Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. **63**, 159—182.
- (1967): Großhirnfurchenbild als Hinweis auf die Verwandtschaftsbeziehungen der heutigen afrikanischen Boviden. Acta anat. **68**, 577—596.
- REICHSTEIN, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède, 1799. Z. zool. Syst. Evol. **1**, 155—204.
- REMPE, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.
- ROBERTS, A. (1951): The Mammals of South Africa. Central News Agency, Johannesburg.
- ROBINSON, J. (1951): The Trekkob Afr. Wildlife, **5**, 69—71.
- RÖHRS, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. Zool. Anz. **160**, 277—293.
- (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. w. Z. **162**, 1—95.
- (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.
- SCLATER, P., and THOMAS, O.: The Book of Antelopes, Vol. III. R. H. Porter, London, 1894—1900.
- SHORTRIDGE, G. (1934): The Mammals of South West Africa, Vol. II. W. Heinemann Ltd., London.
- STOCKHAUS, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evol. **3**, 157—258.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. LANGE, 7 Stuttgart-Wilhelma

## Zur Kenntnis der jungpleistozänen Wühlmaus *Pitymys melitensis* (Mammalia, Rodentia)

VON FRANZ MALEC und GERHARD STORCH

Eingang des Ms. 3. 3. 1970

Aus der Höhle Ghar Dalam, etwa 1 km nördlich von Birżebbuġa, Malta, sind seit ersten Erkundungen durch ISSEL und LEITH ADAMS vor gut einem Jahrhundert zahlreiche Wirbeltierreste beschrieben worden. Die Fauna stammt aus mittel- und jungpleistozänen Knochenbreccien, auf denen ein Höhlenlehm mit Resten neolithischer und bronzezeitlicher Kulturen lagert. Das rege Interesse an den archäologischen Funden hatte nicht nur zahlreiche Grabungen von Fachleuten zur Folge. In einer Fülle von Raubgrabungen wurde die Ghar Dalam-Höhle weitgehend ausgeräumt.

Das Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M., führte in Zusammenarbeit mit dem National-Museum, Valletta, im März und April 1969 in der Höhle Ausgrabungen durch, die vor allem Kleinsäugetern galten. Das in der vorliegenden Arbeit beschriebene *Pitymys*-Material wurde aus vielen kleinen Sintertaschen und dem Rest einer *Cervus*-Knochenbreccie aus der Haupthöhle sowie einem Lehm mit Haustierresten aus einem hinteren kleinen Seitengang geschlämmt. Eine Profilbeschreibung für die Haupthöhle gibt TRECHMANN (1938), und die Fundumstände der Knochen aus der Kulturschicht des Seitengangs schildern BOESSNECK & KÜVER (im Druck) und STORCH (im Druck).

Im Abschnitt der Haupthöhle sind alle Fundstellen durch eine Sinterzone und große Versturzböcke von der liegenden mittelpleistozänen *Hippopotamus*-Breccie (Schicht 6 von TRECHMANN 1938) getrennt. Das *Pitymys*-Material der Kulturschicht stimmt im Erhaltungszustand mit dem der Haupthöhle völlig überein. Es unterscheidet sich aber deutlich von den jüngeren Resten seiner Fundschicht und den älteren der Schicht 6. Das gemeinsame Vorkommen sehr unterschiedlich erhaltener Knochen in manchen Höhlenbereichen bekundet die Vermischung während der Ablagerung durch Aufarbeitung liegender Schichten in anderen Höhlenabschnitten. Obwohl das vorliegende *Pitymys*-Material räumlich weit verteilten Fundstellen innerhalb der Höhle entstammt, ist es in einem vollkommen einheitlichen Erhaltungszustand und kann gemeinsam betrachtet werden.

Wir danken für vielfältige Hilfe sehr herzlich den Herren Konsul G. BÄR (Frankfurt a. M.); Prof. Dr. J. BOESSNECK (Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität, München); Präparator T. KELLER, Dr. S. RIETSCHEL (beide Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.); Dr. K. G. WOLLENWEBER (seinerzeit Botschafter der Bundesrepublik Deutschland in Malta); Capt. C. G. ZAMMIT (Direktor des National Museum, Valletta) und Dr. G. ZAMMIT MAEMPEL (Curator of Paleontology am National Museum, Valletta).

Für die Zusendung von Vergleichsmaterial gilt unser Dank Frau Dr. R. ANGERMANN und Herrn Dr. FISCHER (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin) und Herrn Dr. W. VON KOENIGSWALD (Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München). Die ADOLF- und LUISA-HAUSER-Stiftung, Frankfurt a. M., finanzierte weitgehend die Grabungskampagne, wofür auch an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt sei.

BATE beschrieb 1920 *Arvicola melitensis* nach einem rechten Unterkiefer aus der Ghar Dalam-Höhle mit I, M<sub>1</sub> und M<sub>2</sub>. Umfangreicheres Wühlmaus-Material vom gleichen Fundort lag dann ihrer Veröffentlichung aus dem Jahr 1935 zugrunde: Ein fast vollständig erhaltener Schädel, einige Schädelfragmente und etwa ein Dutzend Unterkiefer. Davon bezog sie jedoch nur drei Schädelfragmente auf *melitensis*. Weitere Angaben zur Kenntnis dieser Microtine liegen nirgends vor. Daher soll im folgenden unser recht umfangreiches Material kurz beschrieben werden, zudem kaum noch weitere Funde dieser endemischen jungpleistozänen Wühlmaus aus der Ghar Dalam-Höhle erwartet werden können.

Fundgut von *P. melitensis* aus der Ghar Dalam-Höhle: Interorbitales Schädelfragment. Oberkieferfragmente mit M<sup>1-3</sup> li und M<sup>1-2</sup> re: 1; mit M<sup>1-2</sup> re und li: 1; mit M<sup>1-2</sup> re und M<sup>2</sup> li: 1; mit M<sup>1-3</sup>: 3 re; mit M<sup>1-2</sup>: 1 re, 5 li; mit M<sup>1</sup>: 1 re, 1 li. Unterkieferfragmente mit M<sub>1-3</sub>: 8; mit M<sub>1-2</sub>: 30; mit M<sub>1</sub> und M<sub>3</sub>: 1; mit M<sub>1</sub>: 4; mit M<sub>2-3</sub>: 1; mit M<sub>2</sub>: 2. Isolierte M<sub>1</sub>: 52. M<sub>1</sub>-Fragmente: 8. Isolierte restliche Molaren: 228. Beckenfragmente: 11. Humeri mit Epiphyse 1, ohne Epiphysen 19. Ulnae: ohne Epiphysen 7. Radien: ohne Epiphysen 9. Femora: mit Epiphysen 4, ohne Epiphysen 19. Tibien: ohne Epiphysen 6.

Es sind nur die vollständig erhaltenen postcranialen Knochen aufgeführt. Der weitaus größte Teil des Fundguts ist fragmentarisch. Er gehört aber auch im Fall der Kleinsäuger-Begleitfauna (s. unten) nie anderen als den in dieser Arbeit genannten Arten an.

Vergleichsmaterial: *Pitymys savii nebrodensis* (MINA-PALUMBO 1868): 10 Schädel. Sizilien; rezent (Sammlung des Forschungs-Instituts Senckenberg 11694, 17391-2, 17911-7). — *Tyrrhenicola henseli* (MAJOR 1882): Oberkiefer mit M<sup>1-3</sup> re und li. Unterkiefer mit M<sub>1-3</sub>: 2. Sardinien; Pleistozän (St. Slg. Paläont. hist. Geol. München, 1953 I 301-2). — Oberkiefer mit M<sup>1-3</sup> re und li; mit M<sup>1-3</sup> re: 1. Unterkiefer mit M<sub>1-3</sub>: 10; mit M<sub>1-2</sub>: 3. Sardinien, San Giovanni; Pleistozän. — Oberkiefer mit M<sup>1-3</sup> re und li: 1; mit M<sup>1-3</sup> li und M<sup>2-3</sup> re: 1. Unterkiefer mit M<sub>1-3</sub>: 1; mit M<sup>1-2</sup>: 1. Sardinien, Nurra (Höhle); Pleistozän (Slg. geol.-palaeont. Inst. Mus. Humboldt-Univ., Berlin).

BATE (1920) führte in der Beschreibung von *Arvicola melitensis* die korsisch-sardische *Tyrrhenicola henseli* als die ihr am nächsten stehende Form auf. Gegenüber den rezenten Vertretern der Gattung *Pitymys* hob sie die dünneren Schmelzwände der Kauflächen-Prismen hervor. 1935 bezog BATE den überwiegenden Teil ihrer Wühlmausfunde aus der Ghar Dalam-Höhle auf eine von ihr neubeschriebene Art (*pauli*). *Pauli* und *melitensis* stellte sie aufgrund des „*Pitymys*-Rhombus“ am M<sub>1</sub> nun in die

Gattung *Pitymys*. Die beiden wesentlichen Kriterien der Art *pauli* sind complex-Muster des M<sup>3</sup> und je eine zusätzliche postero-linguale Schmelzfalte an M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup>. Beide fehlen in unserem Material, auch andeutungsweise, was für die Existenz von zwei maltesischen pleistozänen *Pitymys*-Formen spricht. Leider waren BATE keine Angaben zur Fundschicht der *pauli*-Vorlagen zugänglich. Möglicherweise stellt *pauli* eine ältere Form als *melitensis* dar, denn unser Material entstammt ausschließlich jungpleistozänen Ablagerungen, während ADAMS (1870, 1877 a) in der Middle Cave bei Mnaidra Gap (Südküste Maltas) Wühlmausknochen auch gemeinsam mit Resten einer weit älteren Fauna (z. B. Schläfern der Gattung *Leithia*) antraf. Er verglich diese Microtine allerdings mit der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*), die für Malta aber sicher nicht in Betracht zu ziehen ist. Wir konnten leider aus der mittelpleistozänen *Hippopotamus*-Breccie der Ghar Dalam-Höhle keine Kleinsäuger-Reste ausschlämmen. Unser jungpleistozänes *Pitymys*-Material stellt sich sehr einheitlich dar und muß geschlossen auf *melitensis* bezogen werden.

## Molarenmaße

	<i>P. melitensis</i> . Ghar Dalam.			BATE (1935)	<i>P. pauli</i> . Ghar Dalam. BATE (1935)	<i>P. savii</i> . Sizilien; rezent. Senckenberg-Museum		
	Eigenes Material					n	M	(min-max)
	n	M	(min-max)					
OZr (Kronenmaß)	4	5,8	(5,2—6,2)	5,4	6,4	10	5,2	(4,9—5,8)
UZr (Kronenmaß)	8	6,0	(5,5—6,3)	—	6,2	10	5,3	(4,8—6,1)
M <sub>1</sub> (Kauflächenlänge)	94	2,8	(2,4—3,3)	—	—	10	2,6	(2,4—2,8)

Maße postcranialer Knochen von *P. melitensis*. Ghar Dalam; eigene Aufsammlung

		n	M	(min-max)
Humeri.	Mit Epiphyse	1	—	14,7
	Ohne Epiphysen	18	13,6	(12,4—14,7)
Ulnae.	Ohne Epiphysen	7	14,7	(13,9—15,1)
	Ohne Epiphysen	9	11,8	(10,4—12,7)
Femora.	Mit Epiphysen	4	17,4	(16,3—18,7)
	Ohne Epiphysen	18	15,1	(12,0—17,8)
Tibiae.	Ohne Epiphysen	6	17,9	(14,9—19,6)

Die Molaren von *P. melitensis* sind ausgezeichnet durch sehr dünne Schmelzwände und, damit verbunden, große konfluente Dentinfelder auf der Kaufläche (Abb. 1a—f). In diesen Merkmalen unterscheiden sie sich deutlich von allen rezenten europäischen *Pitymys*-Formen. Der Vergleich wurde mit dem Material des Forschungs-Instituts Senckenberg durchgeführt. In Abb. 2 sind die Kauflächenmuster von *P. savii* aus Sizilien als Beispiel eines rezenten Vertreters mit dicken Schmelzwänden und geschlossenen Prismen dargestellt. Übereinstimmung mit *P. melitensis* in beiden Merkmalen liegt bei der endemischen tyrrhenischen Microtine *Tyrrhenicola henseli* vor (Abb. 3). Diese unterscheidet sich jedoch durch überlegene Abmessungen und einen abweichend gebauten Vorderlobus am M<sub>1</sub> von *melitensis*. Wie besonders die ersten unteren Molaren junger Individuen zeigen (Abb. 3c), ist es aber durchaus zu erwägen, *henseli* als ein — allerdings etwas aberrantes — Mitglied der Gattung *Pitymys* zu betrachten.

Vergleichen wir nun die Außenkonturen der Schmelzprismen mit denen der rezen-

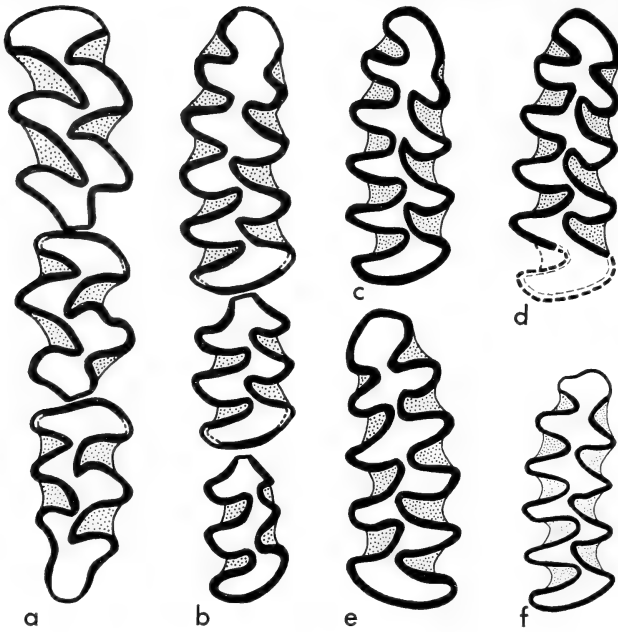


Abb. 1. *Pitymys melitensis*. Ghar Dalam; Jungpleistozän. Kauflächenmuster von a = rechter maxillärer Molarenreihe, b = rechter mandibulärer Molarenreihe, c = rechtem  $M_1$  mit linguad gebogener Vorderkappe, d—e = rechtem und linkem  $M_1$  mit aufgetriebener und  $\pm$  abgeschnürter Vorderkappe, f = rechtem  $M_1$  eines jungen Individuums mit linguad gebogener Vorderkappe

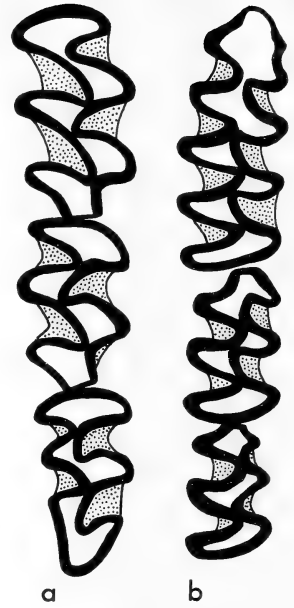


Abb. 2. *Pitymys savii*. Sizilien; rezent. Kauflächenmuster von a = rechter maxillärer Molarenreihe, b = rechter mandibulärer Molarenreihe

ten europäischen Artengruppen, so schließt sich hierin *P. melitensis* an die „savii-Gruppe“ (MILLER 1912) an, deren Vertreter im Mittelmeerraum von NE-Spanien bis Jugoslawien verbreitet sind. Von der „ibericus-Gruppe“ (MILLER 1912) und der „subterraneus-Gruppe“ (sensu lato) unterscheidet sie sich am  $M^3$  (vgl. Abb. 1 bei MALEC und STORCH 1964). Gegenüber der geografisch benachbarten rezenten *P. savii nebrodensis* aus Sizilien (Abb. 2) ist *melitensis* außerdem im Mittel etwas größer (vgl. Maßstabelle) und besitzt einen komplizierter gebauten Vorderlobus des  $M_1$ . Von 103 ersten unteren Molaren sind bei 65 die Vorderkappen stark linguad umgebogen (Abb. 1c) mit mehr oder weniger deutlicher Kantenbildung, und bei 37 sind sie aufgeblasen, mehr oder weniger vollständig abgeschnürt und mit teilweiser Kantenbildung (Abb. 1d—e). Dies kommt auch schon an den Zähnen sehr junger Individuen zum Ausdruck (Abb. 1f).

Es liegen keine holozänen *Pitymys*-Funde aus der Ghar Dalam-Höhle vor (STORCH, im Druck). ADAMS (1870) und DESPOTT (in VAUFREY 1929) erwähnen auch keine rezente maltesische Wühlmaus, während GULIA (1914) *Arvicola terrestris* nennt. Möglicherweise geht GULIAS Angabe auf ADAMS (1877 b) zurück, der diese Art aus Ablagerungen der Insel anführt. In Wirklichkeit hat es sich dabei sicher um *Pitymys* gehandelt. Während sich die drei anderen Kleinsäuger-Arten, die in den jungpleistozänen Höhlenablagerungen nachgewiesen wurden (s. unten), wahrscheinlich bis heute erhielten, starb *P. melitensis* aus. Die Ursache dafür dürfte am ehesten im weitgehenden Verschwinden tiefgründiger Böden und/oder zumindest jahreszeitlich zu starker Austrocknung zu suchen sein.

Die weiteren aus der Ghar Dalam-Höhle nachgewiesenen jungpleistozänen Kleinsäuger:

Die Abmessungen der jungpleistozänen Fundstücke liegen gerade noch im obersten Variationsbereich der holozänen (alle Maße aus STORCH, im Druck) oder sie gehen, zum Teil beträchtlich, über diese hinaus. Wir konnten keine weiteren Unterschiede zwischen den Resten der entsprechenden Arten finden und sehen die Größendifferenz als Folge einer chronoklinalen Abnahme an. Den Sprung in den Maßen führen wir auf die zeitliche Diskontinuität der Aufsammlungen zurück. Eine taxonomische Kennzeichnung des Unterschieds unterbleibt daher. Eine Ausnahme bilden dabei die zu *Rhinolophus* sp. gestellten Fundstücke. Die Längen der unteren Alveolenreihen liegen zu weit über denen von *euryle*, die in den holozänen Ablagerungen als einzige mittelgroße *Rhinolophus*-Art vertreten ist. Eine Entscheidung erforderte zeitlich stärker gestreute Aufsammlungen. Die Artenarmut der Kleinsäugerfauna ist für das gesamte Quartär Maltas sehr kennzeichnend (vgl. auch BRUIJN, 1966).

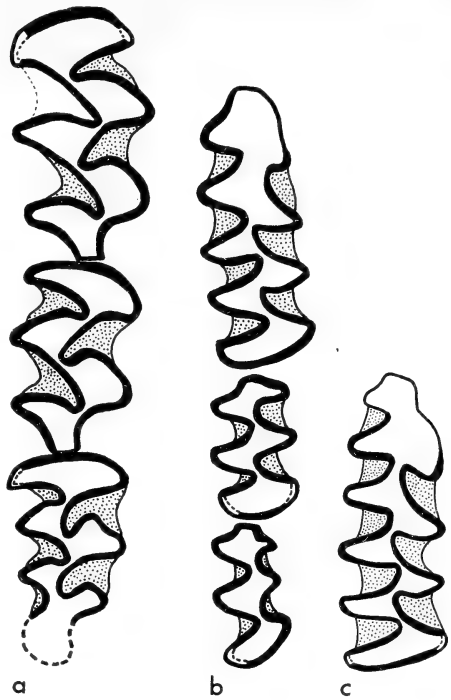


Abb. 3. *Tyrrhenicola henseli*. Sardinien; Pleistozän. Kauflächenmuster von a = rechter maxillärer Molarenreihe, b = rechter mandibulärer Molarenreihe, c = rechtem  $M_1$  eines jungen Individuums

Maße	Jungpleistozän	Ghar Dalam		
		n	M	max
<i>Crociodura</i> cf. <i>russula</i> (HERMANN, 1780)				
Humeri. Mit Epiphysen	8,5	30	7,8	8,5
Femora. Mit Epiphysen	10,4; 10,3; 10,3	13	9,2	9,8
Tibiae. Mit Epiphysen	14,9	4	13,0	13,4
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (BECHSTEIN, 1800)				
Teilweise bezahnte Unterkieferfragmente. C—M <sub>3</sub> (Alveolenmaß)	5,1	4	4,9	5,0
<i>Rhinolophus</i> sp.			<i>R. euryle</i>	
Teilweise bezahnte Unterkiefer. C—M <sub>3</sub> (Alveolenmaß)	7,2; 7,2	9	5,5	5,9
Humeri. <sup>1</sup> Mit Epiphysen	25,9; 25,9; 25,2	45	24,9	25,7

<sup>1</sup> Ohne distalen Fortsatz.

## Zusammenfassung

Aus jungpleistozänen Ablagerungen der Ghar Dalam-Höhle, Malta, wurden die Kleinsäuger *Pitymys melitensis*, *Crocidura* cf. *russula*, *Rhinolophus hipposideros* und *Rhinolophus* sp. nachgewiesen. Die endemische Wühlmaus *P. melitensis* ist durch das Kauflächenmuster ihrer Molaren gekennzeichnet. Die jungpleistozänen Fundstücke von *C. cf. russula* und *R. hipposideros* sind gegenüber holozänen z. T. sehr groß.

## Summary

*About Pitymys melitensis in Upper Pleistocene Layers*

During excavations at Ghar Dalam cave, Malta, in spring 1969 the micromammalia *Pitymys melitensis*, *Crocidura* cf. *russula*, *Rhinolophus hipposideros* and *Rhinolophus* sp. have been found in upper pleistocene layers. The molar pattern of the endemic vole *P. melitensis* is distinguished by wide and communicating dentine areas and by thin enamel walls. The pleistocene findings of *C. cf. russula* and *R. hipposideros* are in part considerably bigger than more recent maltese ones.

## Literatur

- ADAMS, A. L. (1870): Notes of a naturalist on the Nile valley and Malta. Edinburgh.  
 — (1877a): On the dentition and osteology of the maltese fossil elephants, being a description of remains discovered by the author in Malta between the years 1860 and 1866. Trans. zool. Soc. London **9**, 1—124.  
 — (1877b): On gigantic land-tortoises and a small freshwater species from the ossiferous caverns of Malta, together with a list of their fossil fauna; and a note on chelonian remains from the rock-cavities of Gibraltar. Quart. J. geol. Soc. London **33**, 177—191.  
 BATE, D. M. A. (1920): Note on a new vole, and other remains from the Char Dalam cavern, Malta. Geol. Mag. **57**, 208—211.  
 — (1935): Two new mammals from the pleistocene of Malta, with notes on the associated fauna. Proc. zool. Soc. London, 1935, 247—264.  
 BOESSNECK, J., und KÜVER, M. (im Druck): Alluviale Tierknochenfunde aus der Ghar Dalam-Höhle (Malta).  
 BRUIJN, H. DE (1966): On the pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Malta and Mallorca. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B. **69**, 480—496.  
 DESPOTT, G. in VAUFREY, R. (1929): Les Éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. Arch. Inst. Paléont. hum., Mém. **6**, 1—220.  
 GULIA, G. (1914): Uno sguardo alla zoologia delle „Isole Maltesi“. 9. Congr. int. Zool. Monaco, 545—555.  
 MALEC, F., und STORCH, G. (1964): Einige Kleinsäuger (Mammalia: Insectivora, Rodentia) aus Nordspanien. Z. Säugetierkunde **29**, 220—230.  
 MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. London.  
 STORCH, G. (im Druck): Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia).  
 TRECHMANN, C. T. (1938): Quarternary conditions in Malta. Geol. Mag. **75**.  
*Anschriften der Verfasser:* Cand. geol. FRANZ MALEC, Paläontologisches Institut der Universität, 65 Mainz, Saarstraße 21, und Dr. GERHARD STORCH, Forschungs-Institut Senckenberg, 6 Frankfurt a. M., Senckenberg-Anlage 25



# Einige Bemerkungen zum Bau des Verdauungstraktes und der systematischen Stellung des Spitzzahnflughundes, *Harpyionyxteris whiteheadi* Thomas, 1896 (Megachiroptera)

Von WOLFHART SCHULTZ

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel

Direktor: Prof. Dr. Dr. W. Herre

Eingang des Ms. 9. 3. 1970

Zu den seltensten und zugleich auch bemerkenswertesten Flughunden gehören die Vertreter der Gattung *Harpyionyxteris* Thomas (1896), bemerkenswert deshalb, weil sie in mancher Beziehung von allen anderen Flughunden abweichen. Da bisher aber nur wenige Exemplare in die naturhistorischen Museen gelangt sind, liegen außer Beschreibungen des äußeren Körperbaues, des Schädels und der Zähne keine weiteren Untersuchungen vor.

Bisher sind zwei Arten beschrieben worden: *H. whiteheadi* Thomas (1896), und *H. celebensis* Miller und Hollister (1921). Beide Arten unterscheiden sich nur geringfügig, so daß anzunehmen ist, daß es sich hierbei lediglich um zwei Unterarten handelt (vgl. TATE, 1951). Das Verbreitungsgebiet ist auf Celebes und die Philippinen begrenzt.

Der deutsche Name Spitzzahnflughund deutet bereits auf ein besonders auffallendes Merkmal: die multituberculaten Molaren; bei allen anderen Flughunden sind die Backenzahnhöcker abgeflacht und zu Längskämmen verschmolzen. Vor allem auf Grund dieses Unterschiedes stellte MILLER (1907) die Gattung *Harpyionyxteris* in eine eigene Unterfamilie innerhalb der einzigen Flughundfamilie Pteropidae. Dieser Auffassung schloß sich auch SIMPSON (1945) an. EISENTRAUT (1957), der die Megachiroptera in 4 Familien aufteilt, erkennt ihnen den Rang einer eigenen Familie zu: Harpyionyxteridae.

Nach TATE ergibt die morphologische Analyse der äußeren Körpergestalt, des Schädels und der Zähne unterschiedliche und widersprüchliche Beziehungen zu verschiedenen Vertretern der Pteropidae (i. w. S.).

Mit den Langnasen-Flughunden haben sie das relativ lange Rostrum und den aufgewölbten Schädel gemein, mit den Kurznasen-Flughunden die schmalen Praemaxillaria, die Tendenz zur Reduktion der Incisiven und zur Modifikation der übrigen Zähne. Mit dem Röhrennasen-Flughund *Nyctimene* verbindet sie die Verschmelzung der beiden Praemaxillaria und die sich berührenden unteren Caninen. Daneben besitzen sie Merkmale, die bei anderen Flughunden gar nicht oder nur andeutungsweise vorkommen: neben den schon erwähnten multituberculaten Molaren die weitgehende Reduktion des einzigen noch vorhandenen Schneidezahnpaares im Unterkiefer (ähnlich bei *Dobsonia*), die Größe des P<sub>1</sub> und der M<sub>3</sub>, sowie die Spezialisierung der beiden einzigen oberen Incisiven (relativ groß mit breiten Basen und nach innen und vorne gerichteten, sich berührenden Spitzen). — Außerdem sind die Tibiae stärker verkürzt als bei anderen Flughunden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse sind bis heute unklar, zumal es im einzelnen schwer zu entscheiden ist, welche Merkmale primitiv sind und welche als spätere Anpassungen gedeutet werden können. Mit den Angaben der Körper-, Schädel- und

Zahnmerkmale erschöpft sich aber unser Wissen über diese eigenartigen Flughunde. Über ihre Lebensweise ist kaum etwas bekannt, nichts über die Art ihrer Ernährung, und auch nichts über die Anatomie der inneren Organe.

Da die Flughunde ganz überwiegend Fruchtfresser<sup>1</sup> sind, ist es zunächst naheliegend, dies auch für die Spitzzahnflughunde anzunehmen. Auch ihr Verbreitungsgebiet schließt diese Annahme zumindest nicht aus. In den tropischen Wäldern finden sie, wie (zwangsläufig) alle fruchtfressenden Flughunde, während des ganzen Jahres blühende und fruchtende Bäume. Da der Zahnbau aber normalerweise mit der Art der Ernährung eng korreliert ist, schließt man aus dem abweichenden Zahnbau von *Harpyonycteris* auch auf eine abweichende, nämlich animalische Nahrung (EISENTRAUT 1945). Die englische Bezeichnung Harpy Bat und der wissenschaftliche Gattungsname deuten auf diese Vermutung hin.

EISENTRAUT (1957) schreibt über den Zusammenhang von Gebiß und Ernährung bei den Flughunden: „Die Zerkleinerung der Früchte erfordert kein scharfes Gebiß. Die Zahnreihen sind nicht dicht geschlossen, den Zahnkronen fehlen die Spitzen und scharfkantigen Schneiden. Die hinteren Backenzähne sind vielmehr weitgehend abgeplattet, die Höcker stumpf und zu Längskämmen verschmolzen. Mit ihrer verbreiterten Kaufläche sind sie ausgezeichnet zum Zerkauen und Ausquetschen des weichen und faserigen Fruchtfleisches geeignet. . . Die gut ausgebildeten, verhältnismäßig langen Eckzähne sind zum Ergreifen und Halten der Frucht und zusammen mit den kleinen Schneidezähnen zum Durchbeißen und Öffnen der Fruchtschale geeignet.“ Dies trifft aber für die Spitzzahnflughunde nicht zu.

Es sei hier nur am Rande erwähnt, daß die Art der Ernährung auch in enger Beziehung zur unterschiedlichen Ausbildung des Flugvermögens steht, worauf STEPHAN (im Druck) kürzlich in anderem Zusammenhang eingegangen ist: Unterschiedlicher Encephalisationsgrad bei verschiedenen Ernährungstypen. Spitzzahnflughunde wurden auch in dieser Beziehung nicht untersucht. Die fruchtfressenden Flughunde sind mit ihren kurzen breiten Flügeln „nur“ zu einem ruhigen Ruderflug befähigt. Ihnen fehlen meist auch der Schwanz und die Schwanzflughaut, die für die wendigen schmalflügeligen Insektenfresser ein unentbehrliches Steuerorgan auf ihrem „Jagdflug“ darstellen. Auffallenderweise finden wir diese Reduktionserscheinungen auch bei den Fruchtfressern unter den Microchiropteren (Phyllostomidae). Ob bei den Spitzzahnflughunden eine derartige Entwicklung „angebaut“ ist, ist nirgends beschrieben. Schwanz und Schwanzflughaut besitzen sie nicht.

Es bleibt noch die Frage, ob der Bau des Verdauungstraktes Hinweise auf die Art der Ernährung oder auf verwandtschaftliche Zusammenhänge geben kann.

Von Herrn Dr. STORCH, Frankfurt, erhielt ich freundlicherweise einen konservierten Darm übersandt. Obwohl es sich dabei leider um kein vollständiges Exemplar handelte, war doch festzustellen, daß sich der Darm zumindest im Bau der Schleimhaut von allen anderen Flughunden, sogar von allen mir bekannten Chiropteren unterscheidet. In mancher Hinsicht scheint er mir unter den Säugetieren einmalig dazustehen.

Im allgemeinen ist der Magen-Darm-Kanal der Chiropteren verhältnismäßig einfach gebaut. Da ausschließliche oder überwiegende Fruchtnahrung ein großes Fassungsvermögen erfordert, ist der Magen der Flughunde geräumig und der Darm länger als bei insektenfressenden Fledermäusen. Besonders die Vertreter der Unterfamilie Pteropinae besitzen einen großen und sehr dehnbaren Magenblindsack, eine weite, abgegliederte Pars cardiaca und eine stark in die Länge gezogene Pars pylorica. Letztere er-

<sup>1</sup> Einzelne Arten ernähren sich von Blütenblättern, Pollen und Nektar, wobei es mit einigen Pflanzen sogar zu einer sehr engen Symbiose kommen kann (Chiropterophylie). Eine Ausnahme von der herbivoren Ernährungsweise bildet vielleicht nur *Nyctimene*, bei der mehrfach Insektenreste im Darm gefunden wurden (EISENTRAUT 1945, ROBIN 1881).

streckt sich bei der Gattung *Pteropus* so weit, daß sie bei oberflächlicher Betrachtung als Duodenalschlinge angesehen werden könnte. Bei den übrigen nicht zu den Pteropinae gehörenden Flughunden scheint die Pars pylorica allgemein kürzer zu sein. Die einfachste Magenform (weniger stark ausgeprägte *P. cardiaca* und sehr kurze *P. pylorica*) besitzt der Röhrennasenflughund (*Nyctemene*). *Harpyionycteris* nimmt eine Mittelstellung ein. Die äußere Gestalt des Magens ist jedoch eher mit der der Pteropinae als mit der von *Nyctemene* zu vergleichen: verhältnismäßig große *P. cardiaca* und verlängerte *P. pylorica* (Abb. 1). Der Magen zeigt also die Merkmale, die bei den übrigen Flughunden als Anpassung an die Ernährung von Früchten gedeutet werden.

Der bedeutend längere Darm der Megachiroptera wird ebenfalls in Zusammenhang mit der herbivoren Ernährungsweise gesehen. Er übertrifft nach EISENTRAUT (1957) das Sechsfache der Körperlänge, während er bei insektenfressenden Microchiropteren nur die zwei- bis dreifache Körperlänge erreicht<sup>2</sup>. Ein größerer Ballast würde den Fang fliegender Beutetiere erheblich behindern<sup>3</sup>.

Ohne an dieser Stelle auf die Problematik der Messung und Deutung von Darmlängen eingehen zu wollen (vgl. SCHULTZ 1965), scheint es doch so zu sein, daß *Harpyionycteris* nach den vorliegenden Darmstücken eine relative Darmlänge besitzt, die im Variationsbereich der fruchtfressenden Flughunde liegt. Verhältnismäßig gut war die Schleimhaut in den verschiedenen Darmabschnitten erhalten. Sie ist ein wichtiges Charakteristikum für die Gliederung des Darmrohres, besonders bei den Chiropteren,

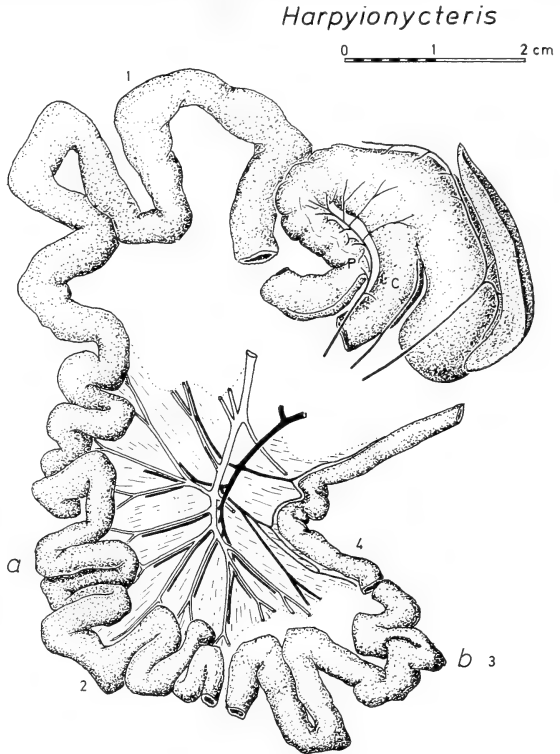


Abb. 1. Magen-Darmkanal von *Harpyionycteris whiteheadi*. Die eingezeichneten Gefäße sind die Arteria mesenterica superior (dunkel) und die Vena porta (hell) mit ihren Ästen (soweit noch vorhanden). Eine — in der Regel bei Flughunden vorhandene — Arteria mesenterica inferior war nicht zu erkennen, kann aber mit dem Darmende abgeschnitten sein. Die Ziffern 1 bis 4 geben die Stellen der Aufnahmen an (Abb. 2 bis 5). a. Übergang der Netzfalten in Zickzackfalten, b. Grenze zwischen Mittel- und Enddarm, P = Pylorus, C = Pars cardiaca

<sup>2</sup> Bei der Gattung *Thyroptera* konnte ich eine Darmlänge feststellen, die die KRL nicht bzw. nur um wenige Millimeter übertraf; das dürfte gleichzeitig die kürzeste bei einem Säugetier gemessene Darmlänge sein.

<sup>3</sup> Das bessere Flugvermögen ermöglicht es darüberhinaus den Microchiropteren jahreszeitliche Wanderungen durchzuführen und damit Gebiete der gemäßigten Breiten, z. T. bis zum Polarkreis zu erschließen, die den Flughunden versperrt sind. Während der „insektenarmen“ Zeit suchen sie oft weit entfernte Winterquartiere auf. Voraussetzung für diese Lebensweise ist die Befähigung zum Winterschlaf, die den Megachiropteren ebenfalls fehlt.

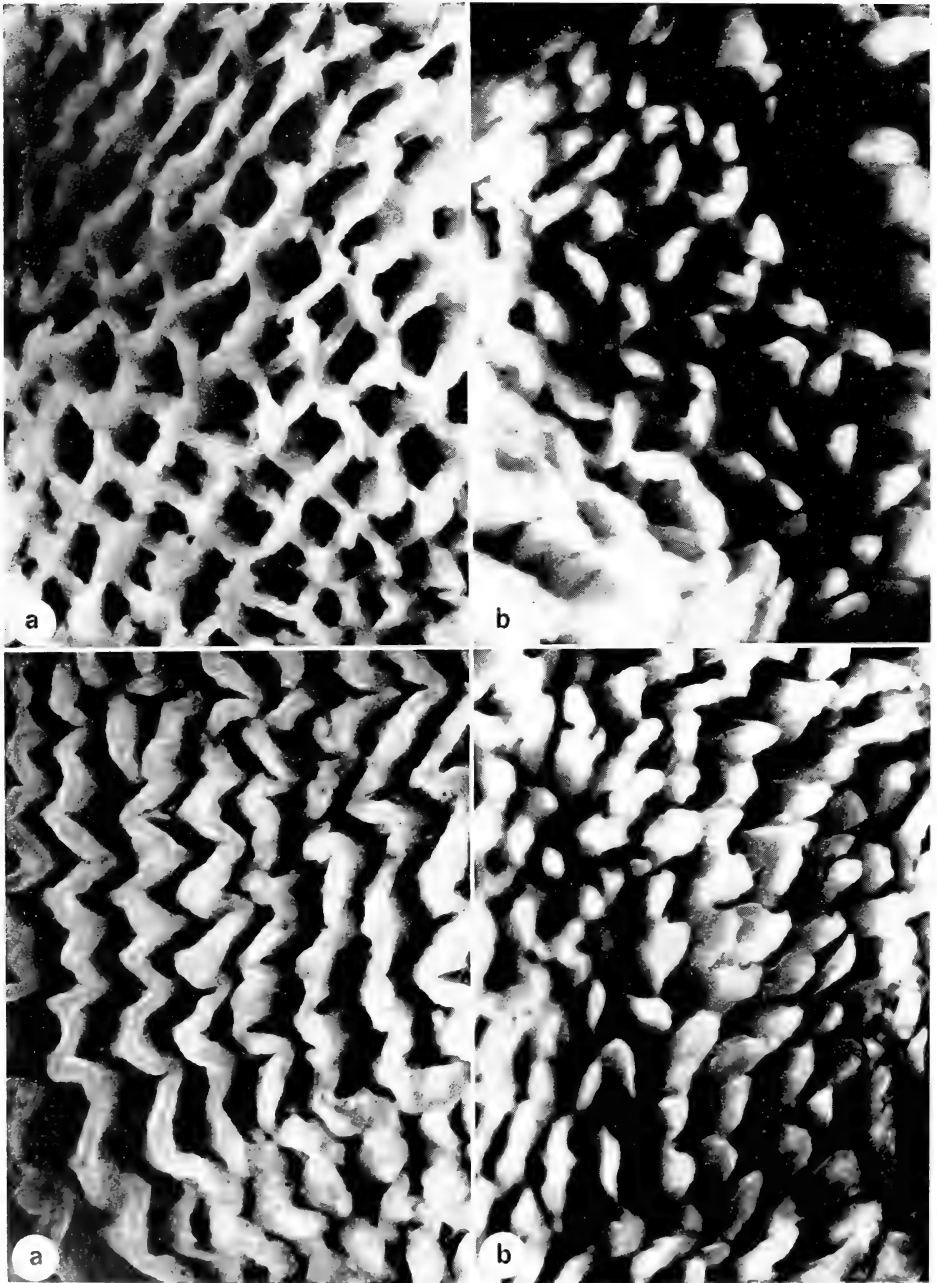


Abb. 2 (oben). Schleimhautoberfläche am Mitteldarmanfang (Netzfasen). a. senkrecht von oben, b. schräg von der Seite — Abb. 3 (unten). Schleimhautoberfläche in der zweiten Hälfte des Mitteldarms (Zickzackfasen). a. senkrecht von oben, b. schräg von der Seite

bei denen sich Mittel- und Enddarm äußerlich meist nicht unterscheiden lassen (keine oder nur allmähliche Veränderung des Darmquerschnittes, keine Einschnürungen, Falten, Haustren, Taenien o. ä., meist kein Blinddarm). Das gilt auch für die Spitzzahnflughunde. Wie allen Megachiropteren fehlt ihnen das Caecum.

Nach der Struktur der Schleimhautoberfläche läßt sich der Darm jedoch in zwei Abschnitte gliedern, die man als Mittel- und Enddarm bezeichnen könnte. Der Mitteldarm besitzt in seinem vorderen Anteil ein netzförmiges Falten-system (Abb. 2), das unmittelbar nach dem Pylorus beginnt und analwärts allmählich in ein Zickzackfalten-system (Abb. 3) übergeht. Die Zickzackfalten scheinen für die Chiropteren ein Unicum darzustellen, ich habe sie bei keiner von über 50 untersuchten Arten aus fast allen Familien gesehen und auch keine Hinweise in der Literatur gefunden. Auch sind sie mir in dieser Form von keinem anderen adulten Säuger bekannt.

JACOB SHAGEN zeigte, daß als Grundform aller Reliefgestaltung im Rumpfdarm der Wirbeltiere ein Faltennetz anzunehmen sei. Obwohl ein solches Netz bei Wirbeltieren selten verwirklicht und bei Säugetieren bisher nicht bekannt ist, meint er, daß dort, „wo das erwachsene Tier nicht ein einfaches Netz von Falten zeigt, jene Zustände fraglos durch Umwandlung eines solchen in der Onto- oder Phyllogenese entstanden seien“ (JACOB SHAGEN 1937a). CREMER wies nach, daß das erste Schleimhautrelief des menschlichen Mittel- wie Enddarmes aus einem System von Längs- und Querfalten besteht, das etwa in der zwölften bis dreizehnten Woche durch akzessorische Falten in eine polygonale Felderung übergeht. Durch unterschiedliche Wachstums- und Reduktionserscheinungen entsteht hieraus im Mitteldarm ein Zottenrelief, während es im Enddarm wieder ganz verschwindet (Rückbildung der zunächst ebenfalls angelegten Zotten normalerweise im 6. Monat). Andere Reliefformen kommen nur bei einigen niederen Vertretern der Säugetiere vor (*Tachyglossus*, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera).

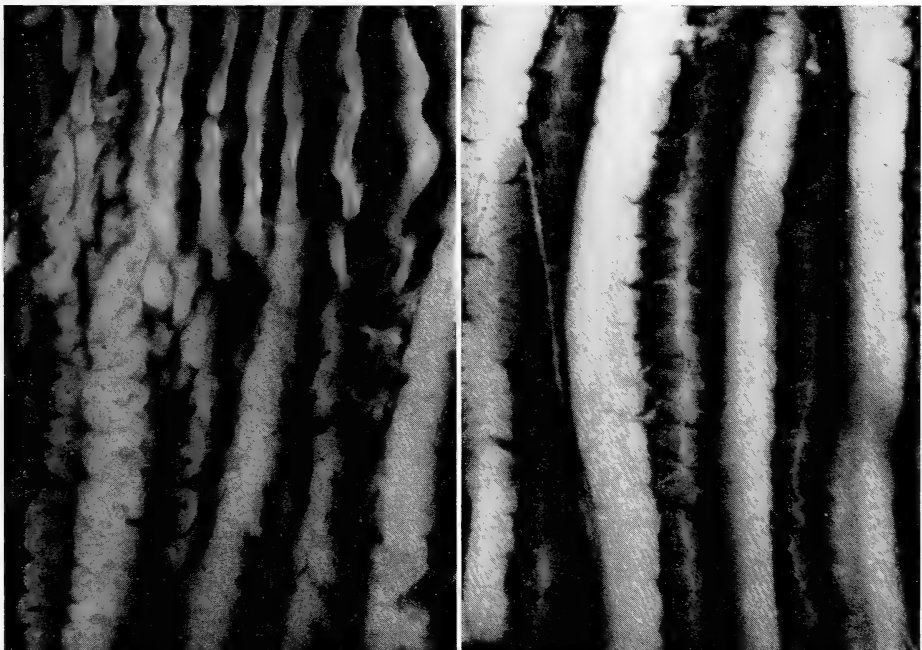


Abb. 4 (links). Grenze zwischen Mittel- und Enddarm — Abb. 5 (rechts). Schleimhautoberfläche des Enddarms

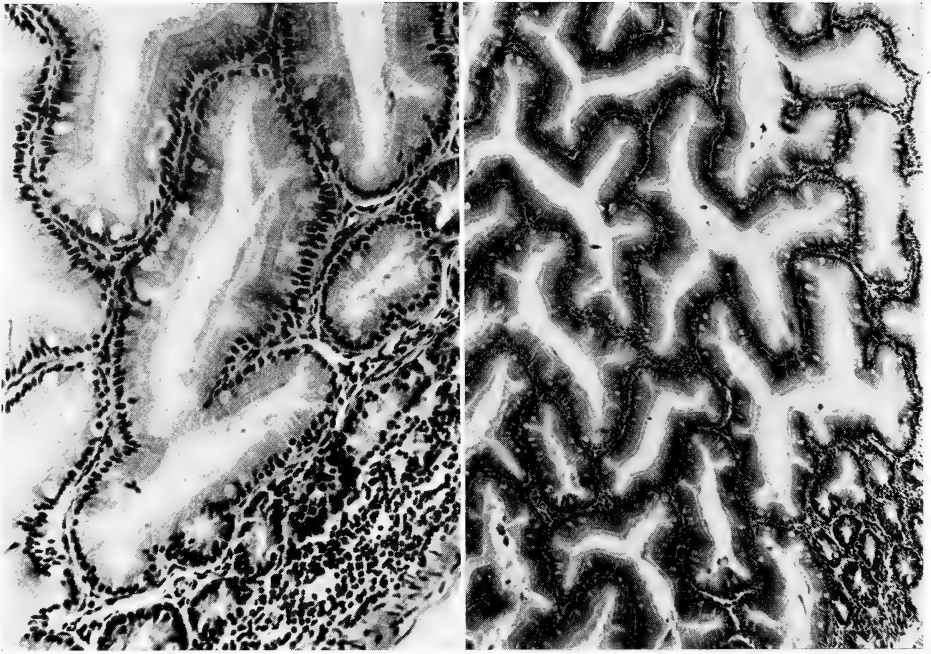


Abb. 6a und b. Tangentialschnitt durch das Schleimhautrelief des Mitteldarms (Vergr. 160× bzw. 60×). Ungewöhnlich hoch ist der Stäbchensaum, der etwa ein Drittel der Höhe der Epithelzellen erreicht!

Dabei handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle um ein Zickzackfaltenrelief, das quer zur Längsachse des Darmes verläuft, nur selten um ein Längsfaltensystem (*Talpa*, *Chilonycteris*, *Pteronotus*). Nach JACOB SHAGEN sind diese morphologisch aus einem Faltennetz abzuleiten. *Harpyionycteris* zeigt einen derartigen Übergang beim adulten Tier (vgl. Abb. 2 und 3). Dabei ist bemerkenswert, daß den Schnittpunkten der Netzfalten zottenartige Bildungen aufsitzen, ähnlich wie es auch für bestimmte Entwicklungsstadien des menschlichen Darmes beschrieben ist (CREMER). Durch stärkere Reduktion der querverlaufenden Anteile entstehen allmählich die Zickzacklängsfalten.

Der Enddarm der Chiropteren ist allgemein einerseits durch einige, verhältnismäßig starke Längsfalten gekennzeichnet, andererseits durch das Fehlen von Zotten und Falten. Der Übergang kann ganz allmählich erfolgen, aber nur bei einem unvermittelten Wechsel läßt sich eine Grenzlinie zwischen Mittel- und Enddarm ziehen. Das ist auch bei *Harpyionycteris* der Fall (s. Abb. 4). Beide Formen des Überganges sind aber weder für höhere systematische Kategorien kennzeichnend, noch sind sie mit einer bestimmten Art der Ernährung in Zusammenhang zu bringen.

Der durch die Schleimhautstruktur bestimmte Enddarmabschnitt ist bei Chiropteren im allgemeinen sehr kurz, sein relativer Anteil an der Gesamtdarmlänge ist hier aber größeren Abwandlungen unterworfen als bei anderen Säugetieren. Im Unterschied zu höheren Säugern ist er auch nicht mit topographischen Fixpunkten zu korrelieren (Lage innerhalb der Bauchhöhle, Beziehungen zu Mesenterialbildungen oder zum Blutgefäßsystem oder zu ontogenetisch abgrenzbaren Abschnitten). Bei *Harpyionycteris* liegt der Übergang etwa im Bereich des Endastes der A. mesenterica superior (Abb. 1). Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Gattung *Pteropus*, aber auch bei anderen Flughunden vor.

Im histologischen Bild (Abb. 6, 7) wird der strukturelle Unterschied zwischen Mittel- und Enddarmfalten deutlich. Der Tangentialschnitt durch die Schleimhautober-

fläche des Mitteldarms (Abb. 6a) entspricht etwa dem Längsschnitt durch eine Darmzotte; die Epithelschichten (mit Saum- und verhältnismäßig wenig Belegzellen) liegen jedoch sehr eng aneinander. Der Bindegewebsanteil der Lamina propria ist sehr gering. Die Muscularis mucosae ist nicht beteiligt an ihrem Aufbau. Diese Falten sind deshalb nicht mit den Kerckringschen Falten anderer Säugetiere oder des Menschen zu verwechseln. Der Aufbau der Enddarmfalten ist dagegen durch einen stärkeren Bindegewebsanteil (hier einschließlich Submucosa) gekennzeichnet.

Das Epithel enthält deutlich mehr Belegzellen (Abb. 7).

Zusammenfassend läßt sich folgendes feststellen:

Die verwandtschaftlichen Beziehungen des Spitzzahnflughundes *Harpyionycteris* sind vom rezenten Material her nicht eindeutig zu klären. Es handelt sich zwar zweifellos um einen Flughund (dafür spricht folgende Merkmalskombination: 2. Fingerkralle, kein Schwanz, Verlängerung des Palatinums bis hinter die Molaren, geringe Größe der Bullae, große Postorbitalfortsätze); engere Beziehungen zu irgendeiner Unterfamilie der Megachiroptera sind aber nicht zu erkennen. Die morphologischen Beziehungen zur Gattung *Dobsonia* (ANDERSEN 1912) innerhalb der Pteropinae, werden von TATE nicht als Zeichen näherer Verwandtschaft gedeutet. Die Unterschiede im Bau des Verdauungstraktes sprechen ebenfalls gegen eine solche Verknüpfung, aber auch gegen eine Angliederung von *Dobsonia* an die Pteropinae (*Pteropus*, *Rousettus*). TATE kommt zu dem Schluß, daß es sich bei *Harpyionycteris* zwar um einen alten Seitenzweig der Megachiropteren handelt, daß aber die Gebißmerkmale als sekundäre Umbildungen betrachtet werden müssen; sie sind kein Beweis dafür, daß bereits unter den frühen Vorfahren der rezenten Flughunde eine derartige Variabilität geherrscht hat. Eine Umbildung des Gebisses von so grundsätzlicher Art ist nur durch einen Wandel in der Lebensweise und in der Art der Ernährung denkbar. Die morphologische Analyse des Verdauungstraktes zeigt dagegen erstens Gemeinsamkeiten mit anderen Flughunden (Gestalt und Bau des Magens, Darmlänge) und zweitens Merkmale, die auf eine isolierte Stellung unter allen rezenten Chiropteren deuten (Schleimhautrelief). Die Tatsache, daß wir bei den Chiropteren alle für Säugetiere nur denkbaren Ernährungsweisen, aber nirgends ähnliche Strukturen in der Oberfläche des Mitteldarmes finden, spricht für die These, daß sich Ernährungsgewohnheiten schneller zu ändern vermögen,

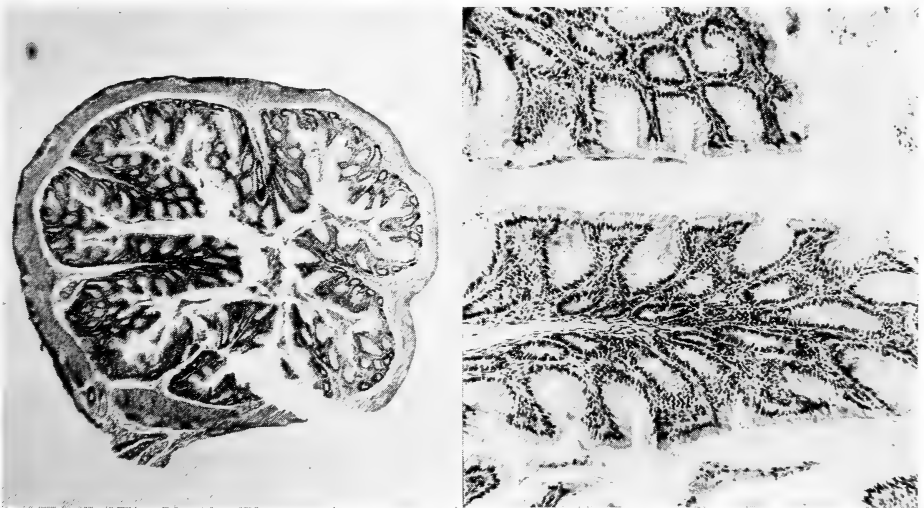


Abb. 7 a und b. Querschnitt durch den Enddarm (Vergr. 25× bzw. 100×)

als morphologische Strukturen des Verdauungskanales. Demnach müssen wir annehmen, daß die besonderen Merkmale in der Darmschleimhaut des Spitzzahnflughundes eine „phylogenetische Reminiszenz“ darstellen. Sie haben sich demnach von den Vorfahren der übrigen Flughunde abgespalten, bevor sich diese in selbständige Zweige differenzierten. Damit scheint mir die Berechtigung vorzuliegen, sie in einer eigenen Familie (Harpyionycteridae) den übrigen Flughunden (Pteropidae) gegenüberzustellen.

### Zusammenfassung

Die Spitzzahnflughunde (*Harpyionycteris*) nehmen auf Grund einer Reihe aberanter Merkmale eine isolierte Stellung unter den Flughunden (Megachiroptera) ein. Ihre multituberkulaten Molaren deuten darauf hin, daß sie sich nicht ausschließlich wie die übrigen Flughunde von Früchten ernähren. Die übrigen Merkmale des Schädels und der äußeren Körpergestalt zeigen nach TATE unterschiedliche und z. T. widersprüchliche Beziehungen zu verschiedenen Flughunden. Der Verdauungstrakt zeigt z. T. Merkmale der fruchtfressenden Megachiropteren (Gestalt und Bau des Magens, Darmlänge), z. T. Merkmale, die unter den rezenten Chiropteren einmalig sind (Schleimhautstruktur). Da letztere offenbar nicht als Anpassung an eine bestimmte Ernährungsweise gedeutet werden können, müssen wir annehmen, daß es sich hierbei um eine „phylogenetische Reminiszenz“ handelt, die einerseits für die These spricht, daß sich morphologische Strukturen des Verdauungstraktes nicht oder nur langsam an veränderte Ernährungsweisen anpassen, andererseits darauf hinweist, daß sich die Vorfahren der Spitzzahnflughunde bereits vom Pteropidenstamm getrennt hatten, bevor sich die Zweige der übrigen rezenten Flughunde auseinanderentwickelten. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, sie in einer eigenen Familie (Harpyionycteridae) den übrigen Megachiropteren gegenüberzustellen.

### Summary

#### *Gastro-Intestinal Tract and Systematic Position of the Harpy-Bat (*Harpyionycteris whiteheadi*)*

The Harpy-bats (*Harpyionycteris*) occupy an isolated systematic position among the Megachiroptera because of a number of aberrant morphological features. Their multituberculate molars indicate that they do not exclusively live on fruits as the other Megachiroptera. Other traits of the skull and external body shape show after TATE various and in part contradictory relations within the suborder of fruit-bats. The digestive tract exhibits partly agreements with fruit eating species (shape and structure of the stomach, length of the intestine) partly features unique among recent bats (structure of the mucosa). The latter evidently cannot be interpreted as adaptations to a specific mode of alimentation. Therefore it appears likely that they represent „phylogenetic reminiscences“. This assumption is in accordance with the thesis that morphological characters of the intestinal tract do not at all or slowly adapt to altered modes of food-uptake. On the other hand it points an early separation of the Harpy-bat ancestors of the pteropidae precursors. Thus it appears justified to place them in an own family (Harpyionycteridae) beside the rest of the Megachiroptera.

### Literatur

- ANDERSEN, K. (1912): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. 2nd ed. Vol. I, London.
- CREMER, M. (1921): Das Oberflächenrelief der Rumpfdarmschleimhaut beim Menschen vom Ende des 3. Fetalmonats bis zur Geburt. *Anat. Anz.* **54**, 97—127.
- EISENTRAU, M. (1945): Biologie der Flughunde (Megachiroptera). *Biologica generalis* **18**, 327 bis 435.
- (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Jena.
- JACOBSHAGEN, E. (1911): Oberflächenrelief und Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. *Jenaische Z. Naturwiss.* **53**, N. F., 46.
- Mittel- und Enddarm. Rumpfdarm. In: Vgl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius und Lubosch, Bd. 3, Berlin und Wien (1937 a).
- (1937 b): Grundzüge des Innenreliefs vom Rumpfdarm der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* **83**, 241—261.
- MILLER, G. S. (1907): The Families and Genera of Bats. *Bull. N. S. Nat. Mus.* **57**, 1—282.



- ROBIN, H. A. (1881): Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. Sc. Nat. Zool., ser. 6, Vol 12, 1—180.
- SCHULTZ, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Z. wiss. Zool. 171, 240—391.
- 1968: Über Besonderheiten des Darmkanals der Monotremen. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., Heidelberg 1967.
- SIMPSON, G. G. (1945): The Principles of Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, 1—350.
- STEPHAN, H.: (Im Druck).
- TATE, G. H. H. (1951): *Harpyionycteris*, a genus of rare fruit bats. Am. Mus. Novitates 1522, 1—9.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFHART SCHULTZ, Institut für Haustierkunde, 2300 Kiel, Neue Universität, Olshausenstraße 40—60

## Über Haarwechsel und Haarkleid des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766

Von HERMAN KAHMANN<sup>1</sup> und LUDWIG TIEFENBACHER

Eingang des Ms. 18. 11. 1969

Über Haarwechsel und Haarkleid, also nicht: der Haarwechsel und das Haarkleid des Gartenschläfers (G.). Für eine solche Fassung gibt es vorläufig aus den verschiedenen Lebensräumen im Verbreitungsgebiet der Art noch kein ausreichendes Wissen. Die folgende Darstellung ist somit lückenhaft, und lückenhaft wird die Erfahrung wohl noch lange bleiben.

Die Untersuchung wurde an einer Population in Bayern (Breitenbrunn/Fichtelgebirge) ausgeführt.

### A.

Wie es viele kleine Säugetiere zeigen, hat auch der G. eine ausgesprochene Jugendtracht (juv.), ein Haarkleid, welches sich während der Nestlingszeit entwickelt. Es wächst nach dem 18. Lebenstag, der Zeit des Öffnens der Augen, schnell heran und ist mit ungefähr 30 Tagen Alter ausgewachsen (Rückenmitte: Leithaarlänge 10 mm, Grannenlänge 8 mm). Dieses Kleid trägt der junge G. mit dem Beginn selbständigen Herumschweifens (v. FRISCH und KAHMANN 1968:308; KAHMANN und STAUDENMAYER 1968:98). Mattes, stumpfes Graubraun herrscht im Gesamteindruck der Färbung der Oberseite vor, auch auf der Kopfobenseite, wengleich Braun hier eher hervortritt: im Bereich des Rostrums fehlt das dunkle Leithaar, welches die Behaarung des Rückens sonst kennzeichnet, und zwischen und vor den Augen hat das einzelne Haar keine verdunkelte Basis, seine Färbung entspricht dem Tawny-Olive des RIDGWAY-Standards (1912: XXIX, 17<sup>n</sup>, i = OSTWALD o. J.: zwischen l, ie, 3 und l, le, 3). Wenigstens vom Scheitel an ist das Einzelhaar des Rückens (Leithaar) von seiner Basis her zu  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  schwärzlich (OSTWALD o. J. Graustufenmaß: l bis n), nur der Endteil „farbig“, etwa Verona Brown RIDGWAYS (1912: XXIX, 13<sup>n</sup>, k = OSTWALD o. J.: l, pi, 4), zur Spitze

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Az Ka 15/10).

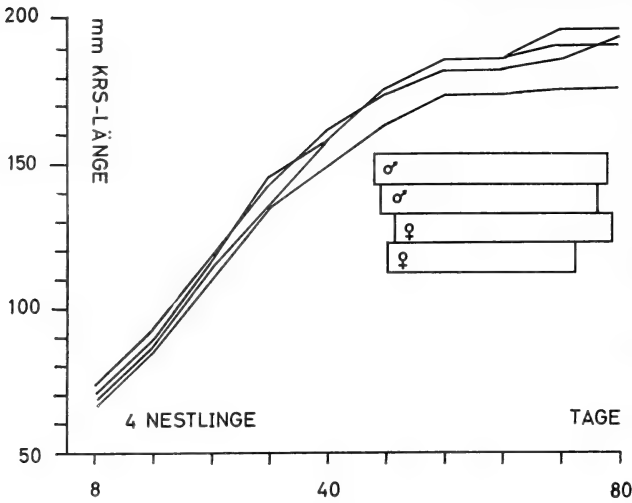


Abb. 1. Gartenschläfer. Längenwachstum (Kopfrumpf/Schwanzlänge) eines durch Kurzschwänzigkeit charakterisierten Wurfes vom 28. 5. aus der Population Breitenbrunn/Fichtelgebirge in den ersten Lebenswochen bis zum Zahnwechsel, und die Zeitbereiche für den 1. Haarwechsel = Jugendhaarung (juv.)

beginnen mit der Haarung gewöhnlich vor dem 50. Lebenstag und haben sie vor dem 80. Lebenstag beendet. Bei Beginn des Haarwechsels ist das Zahnwachstum noch nicht zu Ende, die Milchzahnreihe noch unvollständig. Das Geschehen umgreift etwa 4 Wochen, bei dem der Abbildung zugrunde gelegten Wurf 26 bis 32 Tage (13. Juli bis 15. August 1950), also durchschnittlich 29,25 Tage. Ein ähnlicher Durchschnittswert ergibt sich auch bei Berücksichtigung aller diesbezüglich durchgesehenen Würfe ( $n = 11$  im Gehege, aber leider nur  $n = 3$  im Lebensraum). Das Wesentliche des Diagramms ist also projizierbar. Frühestes Einsetzen der Haarung wurde mit 42 Lebenstagen, spätestes Beenden mit 87 Lebenstagen gesehen, beides je einmal.

An allen Würfen aus dem Lebensraum und dem Gehege wird ein Wachstumsstillstand von reichlich einer Woche im Höhepunkt der Haarung, zwischen mittelfünfzig und mittsechzig Lebenstagen, deutlich. Darauf wurde schon in einer vorausgegangenen Veröffentlichung hingewiesen (KAHMANN und STAUDENMAYER 1968:98). Die Vorstellung, daß während dieses Zeitabschnittes der sonst dem Wachstum zukommende Energiebetrag im Haarwechselgeschehen aufgeht, hat einige Berechtigung, wenn es vorläufig auch noch kein durch Versuche gesichertes Fundament gibt.

Mit dem 80. Lebenstag ist das Haaren beendet, der Prämolare p ist zu P gewechselt und die Dauerzahnreihe vollständig (Juv.). Das neue Kleid ist von der Alterstracht immer unterscheidbar, stumpfer und weniger braun. MILLER (1912: 559) nennt es „transitional pelage“, eine sicherlich nicht unrichtige Bezeichnung, wenn man Nestlings- und Altershaar als Extreme sieht. So betrachtet ist der 1. Haarwechsel eine *Jugendhaarung*, mit dem Zahnwechsel ablaufend und beiläufig 100 bis 70 Tage vor dem 1. Winterschlaf beendet. Dieser Haarwechsel verläuft nach dem „sublateralen“ Typ (KRYLTZOV 1964: 14). Abb. 2 zeigt, wie er sich zeitlich und örtlich auf der Haut abzeichnet (Haarwechseltopographie). Je tiefer der Grauton (bis zu Schwarz), desto jünger das Haar. Diese Graumuster sind auf der Innenseite der Haut während des Wechsels immer sichtbar und korrespondieren in der Tönung mit der Länge des auswachsenden Haares. Auch von hautoberseits her ist diese Tönung erkennbar, so daß man auf diese

hin verdunkelt. Farbenbestimmung geschah am lebenden, leicht ätherbetäubten Schläfer.

Der Wechsel der Tracht, 1. Haarwechsel, beginnt jenseits von 40. Lebenstag. Die Abbildung 1 zeigt als Entwurf das Haaren während des Wachstums in den ersten Lebenswochen von 4 G., geboren am 28. Mai 1950. Die zunächst geringe Streuung des Wachstums wird nach der 4. Lebenswoche ausgesprochen, einem Zeitpunkt, zu dem sich der Nestling individualisiert, in Bewegung und Verhalten ausreift und langsame Lösung aus dem Pflegeverband erkennen läßt. Jungschläfer

Weise die Möglichkeit erhält, das ganze Geschehen auch am lebenden Schläfer zu verfolgen. Derart beziehen sich alle Zeitangaben auf das erste Sichtbarwerden von Junghaar außerhalb der Haarbälge. Gewebekundliche Untersuchungen hierzu sind nicht abgeschlossen, aber vielversprechend. Es gibt Zeitunterschiede im Auswachsen des Haares in den verschiedenen Hautarealen, und daher auch nicht immer reguläres Ineinanderpassen zeitfolgender Haarungsbilder. Bei zukünftigen Untersuchungen über die Dynamik des Haarwechsels sollte darauf geachtet werden. Hier geschah es nicht, da die Untersuchung aus Gesundheitsrücksichten unvollendet blieb.

Fast immer beginnt das Haaren im lateralen Bereich, entweder (meistens) von der Mitte zu Achsel- und Schenkelbeuge fortschreitend, oder (seltener) von dorthier zur Mitte zusammenfließend. Das Geschehen setzt sich dann bauch- und rückenwärts fort, und die Haarungsfelder treten wenigstens auf der Oberseite des Fellchens symmetrisch von den Seiten her median zusammen. Das geschieht gewöhnlich zuerst im Hinten- und Mittelebereich des Rückens. Das Haar der ausgesparten „Keile“ wird später, oft viele Tage später, gewechselt. So entsteht äußerlich ein Mit- und Ineinander von Alt- (ausfallend) und Neuhaar (auswachsend).

Der Beginn der Haarung zeigt wenig Schwankung, vergleicht man die Geschwister eines Wurfes miteinander. Ebenso wenig gibt es Unterschiede im Hinblick auf ♂♂ oder ♀♀. Gelegentlich beobachtet man einen Spätling, dessen Haaren sich hinzieht, und es ist nicht einmal das „Nesthäkchen“ in einem Wurf. Tabelle 1 gibt für einige Würfe eine Übersicht über den Ablauf des Vorgangs in der Zeit.

Die Haarung der Unterseite ist zuerst abgeschlossen. Die Grannen dieses Hautgebietes sind ausgewachsen kürzer als rückenwärts. Ob die Geschwindigkeit des Auswachsens von Neuhaar bei frühen Würfen im Jahr größer sein mag, als sie es sonst ist (enge Scharung um den Mittelwert), sei einstweilen nicht berührt. Vergl. den Gehegewurf vom 28.5.1950 mit allen übrigen Würfen der Tab.

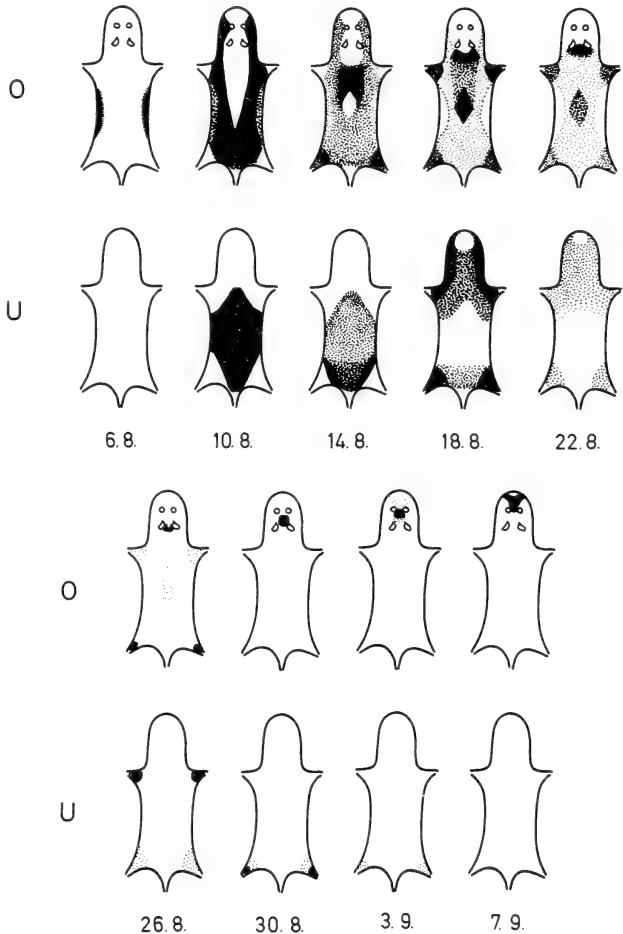


Abb. 2. Gartenschläfer. Topographie des Jugendhaarwechsels eines ♂ als sublaterale Haarung. Geburtstag 26. 6., Population Breitenbrunn/Fichtelgebirge (Zeichnung: ALTHAUS, München)

Tabelle 1

Ablauf des Jugendhaarwechsels bei 8 Würlen des Gartenschläfers aus Lebensraum und Gehege  
(M)

Geburtszeit	Haarung der Unterseite		Haarung der Oberseite		Zahnbild während der Haarung	
	Beginn	Ende	Beginn	Ende	Beginn	Ende
Gehege						
28. 5. 1950 n = 2,2	15. 7. (15) (48)	29. 7. (63)	17. 7. (25) (50)	10. 8. (75)	p-M2	p/p-M3
26. 6. 1950 n = 3,1	8. 8. (23) (44)	30. 8. (66)	6. 8. (32) (42)	7. 9. (74)	p-M2	(p)/P-M3
17. 5. 1951 n = 1,2	1. 7. (24) (44)	24. 7. (68)	6. 7. (30) (48)	6. 8. (78)	p-M2	(p)/P-M3
10. 6. 1951 n = 4,2	24. 7. (21) (44)	13. 8. (64)	24. 7. (30) (44)	22. 8. (73)	p-M2	(p)/P-M3
12. 6. 1951 n = 2,2	27. 7. (21) (45)	16. 8. (65)	26. 7. (31) (44)	25. 8. (74)	p-M2	P-M3
24. 6. 1952 n = 1,3	7. 8. (26) (44)	2. 9. (70)	7. 8. (31) (44)	6. 9. (74)	p-M2	(p)/P-M3
Lebensraum						
10. 6. 1952 n = 4,3	26. 7. (46)	n. b.	26. 7. (46)	n. b.	p-M2	n. b.
14./15. 6. 1952 n = 1,0	31. 7. (25) (46)	24. 8. (70)	1. 8. (30) (47)	29. 8. (76)	p-M2	P-M3

(Zahl) = Lebenstag bzw. Dauer in Tagen; (Buchstabe) = Zahnwechsel; n. b. = nicht beobachtet; Lebensraum 10. 6. 1952 kam mit dem Mutterschläfer am 20. 7. ins Haus (Breitenbrunn), brach aber aus.

In der Abbildung 3 ist der Versuch gemacht worden, das im Lebensraum und Gehege gewonnene Bild von dem Ablauf der Jugendhaarung auf einer mittleren Ebene schematisiert hinsichtlich Zeit und Ort zu betrachten. Die Einzelbilder geben sozusagen einen Durchschnitt, gegründet auf das an 25 jungen G. der Population Breitenbrunn beobachtete Haarwechselgeschehen. Wie weit eine „Normentafel“ dieser Art auf andere Populationen, selbst innerhalb des Siedlungsraumes derselben Unterart (hier *quercinus* Linnaeus, 1766) anwendbar sei, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Unterlagen für einen Vergleich fehlen vollkommen, es sei denn, daß bezügliches Schrifttum übersehen wurde.

## B.

Das aus dem 1. Haarwechsel hervorgehende Haarkleid entspricht der Tracht, wie sie erwachsene G. zeigen, noch nicht. Wie MILLER (1912: 559) es tut, muß man es als Übergangstracht bezeichnen (transitional pelage). Die Farbbezeichnung Plumbeous (RIDGWAY 1912:LII, 49''''', b = OSTWALD o. J.: 3, ge, 13) trifft am lebenden Schläfer nicht ganz den Ton. Aber Farbenbestimmungen stehen immer auf schwachen Füßen, da nur ein Gesamteindruck wiedergegeben werden kann, an dem alle Haartypen (Leit-, Grannen- und Wollhaar) beteiligt sind, und das Wollhaar um so mehr, um so kürzer das Grannenhaar ist.

Das Übergangskleid wird dem Anschein nach nicht lange getragen. Es wird noch vor dem Winterschlaf gewechselt, daß heißt, vor der Winterruhe wird eine weitere Haarung durchlaufen: 2. Haarwechsel, vielleicht als *Zwischenhaarung* zu bezeichnen. Dieses 2. Haaren bleibt topographisch im Bild des sublateralen Typs, zeigt also die Sequenzen der Jugendhaarung, doch Abweichungen können bedeutender sein, im zeit-

lichen wie im räumlichen Ablauf. Der zeitliche Abstand der ersten beiden Haarungen ist sehr unterschiedlich. Der Anschein wird erweckt, als sei die Dauer des 2. Haarungsvorganges um so kürzer, um so näher sein Beginn dem Ende des 1. ist. Der Anschein, wie gesagt: Sicherheit kann nicht erbracht werden. Unter 14 der Beobachtung zugänglichen Würfen waren 3 dadurch auffällig, daß Zwischenhaarung schon begann, ehe die Jugendhaarung (Oberkopf) beendet war. In der Abbildung 4 ist das Ineinandergreifen für 4 (3,1) Jungschläfer eines Wurfes gezeigt. Fast überall ( $n = 4; 3; 5$ ) geschah das Einsetzen als *Spontanhaarung* auf Ober- und Unterseite zugleich, das Auswachsen schnell, Beendigung des Geschehens in etwa einem Drittel der Zeit für die Dauer der Jugendhaarung. Zwei Junge G. aus dem Lebensraum (altersmarkiert: Ohrmarke), aus verschiedenen Würfen stammend, boten mit 70 und 73 Tagen Lebensalter dasselbe Spontanbild der Haarung, dürfen also auch in diesem Zusammenhang genannt werden.

Im allgemeineren (11 von 14 Würfen) tritt die 2. Haarung Tage bis Wochen nach dem Jugendhaarwechsel ein, und ebenso uneinheitlich ist ihre Beendigung. Das Auswachsen des Neuhaars geht langsamer vonstatten, vielleicht (!) in Verbindung mit der hormonalen Umsteuerung bei Vorbereitung zum Winterschlaf?

Was sich über Zwischenhaarung zusammenfassen läßt, ist in der Tabelle 2 gezeigt. Phasen aus dem Ablauf (Lebensraum) zeigt Abbildung 5.

Alle G. El in der Tabelle sind zwischen 70 und 100 Tage alt.

Die Zahlen in der Tabelle, zugegebenermaßen unzureichend, geben einen Ausblick, welcher bei mehr Unterlagen folgendes versprechen könnte:

1. Die Zwischenhaarung, ungestört nach dem sublateralen Typ verlaufend, umspannt einen Zeitraum ähnlich jenem für die Jugendhaarung benötigten: beiläufig 30 Tage.

2. Die Zwischenhaarung, als Spontanhaarung gewandelt, geht rasch vonstatten, in einem Drittel jener Zeit: beiläufig 10 Tage.

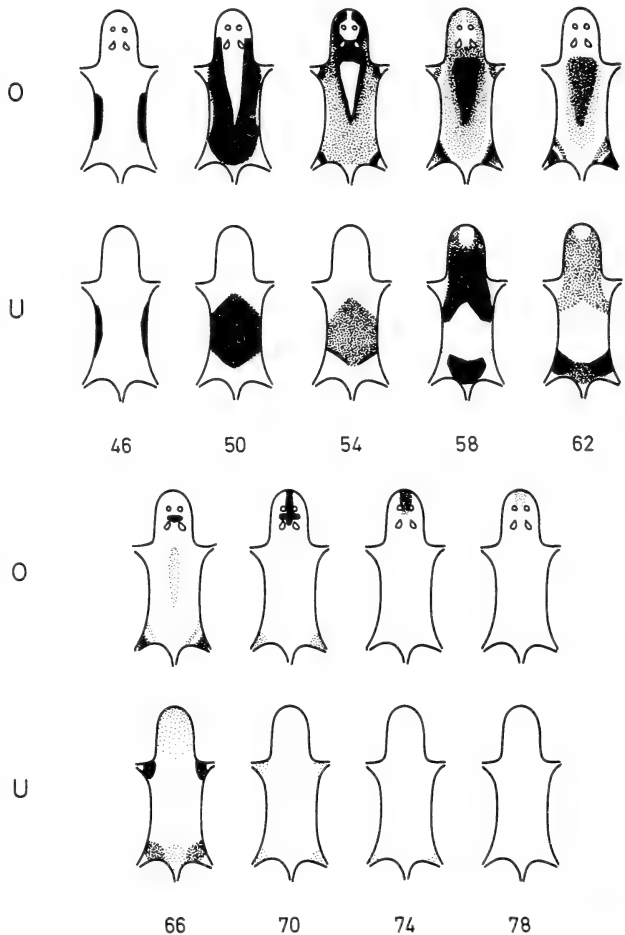


Abb. 3. Gartenschläfer. Topographie des Jugendhaarwechsels (Ziffern: Tag) als Durchschnittsbild von 25 Individuen aus der Population Breitenbrunn/Fichtelgebirge. "Normentafel", vergleichend mit Zurückhaltung zu benutzen (Zeichnung: ALTHAUS, München)

Tabelle 2

Beispiele von dem Ablauf der Zwischenhaarung bei dem Gartenschläfer aus Lebensraum und Gehege

(M)

Objekt	Abstand zwischen 1. und 2. HW (Tg.)	Alter bei Beginn des 2. HW (Tg.)	Dauer des 2. HW (Tg.)	2. HW im Jahreslauf (Datum)	Sublateraltyp deutlich (ja — nein)
Gehege					
16. 6. 1950 n = 2,2	7	94	33	16. 9. — 18. 10.	ja
10. 6. 1951 n = 4,2	—5	68	11	17. 8. — 27. 8.	nein Spontanhaarung
12. 6. 1951 n = 2,2	—6	70	10	21. 8. — 30. 8.	nein Spontanhaarung
24. 6. 1952 n = 1,3	13	87	30	19. 9. — 18. 10.	ja
23. 5. 1953 n = 2,1	11	84	32	15. 8. — 15. 9.	ja
G. ♂ 1950	n. b.	91	42	25. 9. — 5. 11.	nein
G. ♂ 1950	n. b.	104	n. b.	12. 9.	nein
Lebensraum					
15. 6. 1952 n = 4,3	—5	71	12	25. 8. — 5. 9.	nein Spontanhaarung
El ♂ 1951	n. b.	70	n. b.	19. 8.	nein Spontanhaarung
El ♂ 1951	n. b.	73	(12)	27. 8.	nein Spontanhaarung
El ♀ 1951				18. 9.	?
El ♂ 1952				17. 8.	ja
El ♂ 1953				7. 9.	ja
El ♀ 1954				23. 9.	?
El ♀ 1954				4. 10.(!) <sup>1</sup>	nein

HW = Haarwechsel; (Tg.) = Tage; —Zahl = Überschneiden; (Zahl) = angenähert; n. b. = nicht beobachtet; ? = unentscheidbar; (!) = späteste Beobachtung aus dem Lebensraum; <sup>1</sup> = 100 Tage alt

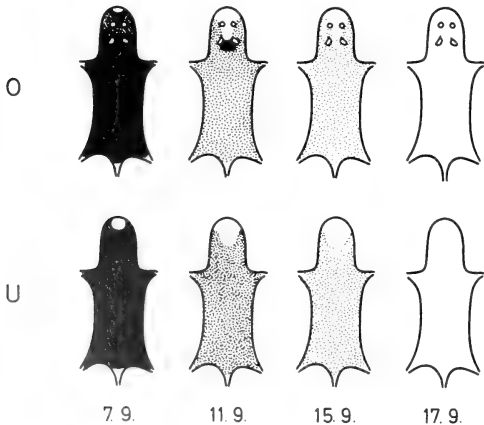


Abb. 4. Gartenschläfer. Das Bild des 2. Haarwechsels, der Zwischenhaarung, als Spontanhaarung, vollkommen übereinstimmend bei 4 Jungschläfern eines Wurfes vom 26. 6. aus der Population Breitenbrunn/Fichtelgebirge. Die Sequenzen sind in Anschluß an Abbildung 2 zu lesen. Es ist dasselbe ♂ (Zeichnung: ALTHAUS, München)

3. Die Zwischenhaarung, als undeutlich sublaterale Haarung charakterisiert, läuft in der Zeit unregelmäßiger ab: in den Beispielen der Tabelle 42 Tage (Gehege) und 100 Tage (Lebensraum), zieht sich also womöglich länger hin.

Vorläufig fehlen Unterlagen für ein gesichertes Urteil. Da sie aus dem Lebensraum gesammelt werden sollten, lassen sie sich nur mit viel zeitlichem Aufwand gewinnen.

Das sich im Lauf der Zwischenhaarung ausbildende Haarkleid ist noch leidlich von der farbensatten Alterstracht zu unterscheiden. Die Juv.-G. sind auf diese Weise noch ganz gut ansprechbar. Daher lassen sich bei Vergleich bionomischer Variabilität in verschiedenen Populationen des G. auch Vorlagen aus Sammlungen nützlich verwenden. So läßt sich beispielsweise die Zwischenhaarung als Kriterium nehmen, will man vergleichend etwas über Fortpflanzungsdauer, Zeitspanne für die ersten beiden Haarungen, Winterschlafgeschehen u. ä. erfahren. Beispielhaft ist in der Tabelle 3 gezeigt, wie sich Zwischenhaarung und Übergangstracht in 2 Populationen der Gartenschläferunterart *quercinus* Linnaeus, 1766 gegenüberstehen.

Das Vergleichen zeigt eine immerhin bemerkenswerte Breite im Auftreten der Zwischenhaarung in der Population Borzoli, welche deutlich macht, um wieviel früher und später Jungschläfer gegenüber der Population Breitenbrunn erscheinen. Bemerkenswert auch deshalb, weil — was die Tabelle nicht zeigt —, noch gegen das Dezemberende G. im Jugendkleid sind, für sie 1. und 2. Haarwechsel erst bevorstehen! In der Population Breitenbrunn waren gelegentlich im Nachwinter und Vorfrühling „kurzhaarige“ G. ohne das Farbenbild der Alterstracht gegenwärtig. Man kann für glaubhaft halten, daß einzelne Individuen schon vor Erreichung der endgültigen Haarlänge (Rückenhaar) in die Winterstarre sinken, das Haarwachstum also unterbrechen. Aber das sind Ausnahmen. Und ihre Deutung ist nicht ohne weiteres übertragbar auf ähnliche Beobachtung an der Population Borzoli. Hier, wo Klimagunst noch Würfe im Oktober und (vermutlich) November zuläßt (KAHMANN und STAUDENMAYER, i. Druck), könnte ein derartiges Bild von Haarung und Haartracht auch auf nicht „überwin-

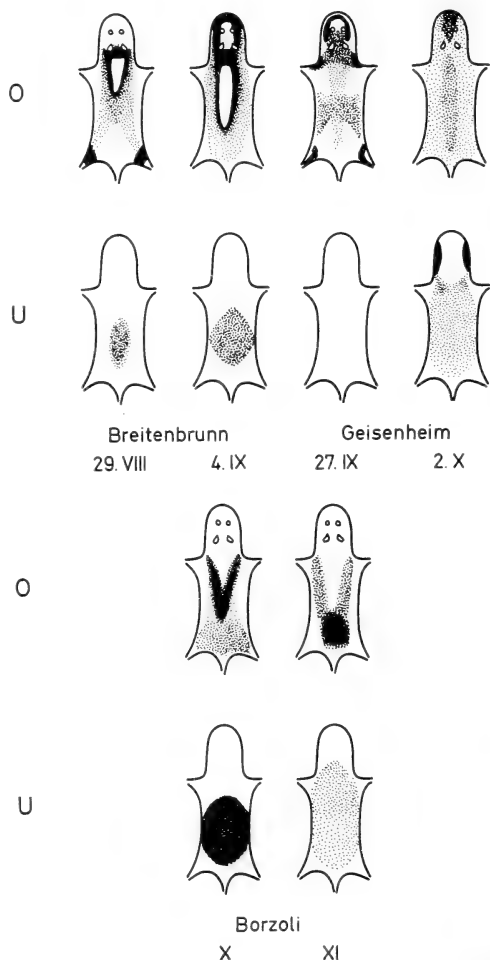


Abb. 5. Gartenschläfer. Sequenzen aus dem 2. Haarwechsel (Zwischenhaarung). Breitenbrunn/Fichtelgebirge (Lebensraum), ♀ und ♂, sonst ohne Angaben; Geisenheim/Taunus (Lebensraum), ♂ 120/40/30.2 und ♂ ohne Angaben; Borzoli/Genua (Sammlung) 5072 ♂ 113/—/30.2 und 5973 ♂ 105/—/29.9. Der Schläfer 2. X aus der Population Geisenheim/Taunus zeigt auslaufende Spontanhaarung. Ziffern: Kopfrumpflänge mm/ Körpergewicht g/Condylobasallänge mm (Zeichnung: ALTHAUS, München)

Tabelle 3

Zwischenhaarung im Jahreslauf in 2 Populationen des Gartenschläfers  
*Eliomys quercinus quercinus* Linnaeus, 1766

Monat	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Bemerkung
Population Breitenbrunn Bayern										Im X WS
18. 6. El					27.					ZW
23. 6. El						4.				ZW
20. 6. El						18.				
? El	(7.)									
28. 5. El					17.					
? El					9.					
22. 6. El						7.				
28. 6. El						23.				
26. 6. El							4.			
? El	(11.)									
Population Borzoli Ligurien M. S. N. G.										Im XII noch kein WS
5953									12.	
5954									27.	
5959									4.	
5962					29.					
5968								2.		
5970									4.	
5972								?		
5973							?			
5976					18.					
5980									13.	Milch-
5981 ♂									21.	zahnreihe

Datum = Geburtstag; WS = Winterschlaf; ZW = Zahnwechsel; ? = ohne Tagesdatum; nicht unterstrichen = unvollkommene oder nicht zuordbare Sublateralhaarung; einfach unterstrichen = Sublateralhaarung; doppelt unterstrichen = Spontanhaarung; (Zahl) = vielleicht nur nachwinterliches Auswachsen des Haares (s. Text).

ternde“ Individuen bezogen werden, der Verlauf viel eher ein ununterbrochener sein.

## C.

Spätestens nach Vollendung der Zwischenhaarung im Oktober fällt der G. der Population Breitenbrunn in Winterstarre. Jungschläfer haben zu Beginn des ersten Lebenswinters (Ende Oktober) ein Alter von etwa 180 bis 130 Tagen. Bei Wiedereinsetzen der Lebensfunktionen zu Beginn der neuen Gedeihperiode an der Monatswende März/April stehen jene aus dem Mai des Vorjahres nahezu an der Schwelle ihres 2. Lebensjahres. Vor dem Ende des Mai wurden Haarwechselbilder nicht beobachtet, nicht bei noch heranwachsenden (ad.) und nicht bei erwachsenen (Ad.) G. Der Ablauf der Haarungen nach dem 1. Winterschlaf (3. Haarwechsel und weitere: *Altershaarungen*) ist im allgemeinen nicht mehr symmetrisch. Das Haaren geschieht ungeordnet (KAHMANN und HAEDRICH 1957: 235), räumlich wie zeitlich. Es findet sich zwar hier und dort



ein Haarungsbild, das einer Sequenz aus der Sublateralhaarung entsprechen könnte, jedoch ist das gewöhnliche Bild ein zusammenhangloses. Das Haaren erfolgt großfleckig, die Flecken oft zusammenhängend: Fleckenhaarung oder kleinfleckig, unzusammenhängend, diffus: Kritzelhaarung („Kritzelmauser“: KAHMANN und HAEDRICH 1957: 235). Das bringt die Unmöglichkeit mit sich, das Geschehen in seiner zeitlichen Abfolge im Zusammenhang zu sehen. In der Abbildung 6 sind Einzelbilder, wie man sie auf der haarenden Haut sieht, nebeneinander gestellt. Das topographische Bild der Haarung ist nicht mit dem Lebensalter verknüpft. Die Zeitdauer des Wechsels hat sich im Lebensraum nicht bestimmen lassen. Im Gehege wurde nicht darauf geachtet, weil alle jugendlichen G. nach der 1. Winterruhe (ad.) in Lebensräume des Fichtelgebirges (z. B. Kösseine) zurückgebracht wurden. Immerhin wurden etliche Wiederbeobachtungen altersmarkierter G. gemacht, ausreichend, um zusammengefaßt zu werden. Das ist Inhalt der Tabelle 4.

Die Haarung der ♂♂ beginnt schon im Vorsommer. Sie sind den ♀♀ voraus. Vor

Tabelle 4

Altershaarungen im Jahreslauf im Lebensraum einer Population des Gartenschläfers  
(Breitenbrunn/Fichtelgebirge)

Datum	Monat				Lebensalter
	VI	VII	VIII	IX	
1		♂			371 Tage
2		♂			
3					
4			♀		unbekannt
5	♂				unbekannt
6		♀			738 Tage
7				♀	unbekannt
8					
9					
10					
11					
12			♀		unbekannt
13					
14	♂				unbekannt
15					
16					
17			♀		1162 Tage
18	♂				1825 Tage (!)
19					
20	♀+				370 Tage (+)
21	♂				340 Tage
22		♀			723 Tage
23					
24					
25				♂	unbekannt
26	♂				370 Tage (+)
27				♂	484 Tage
28			♀		1180 Tage
29	♂				730 Tage
30			♂		425 Tage
31		♀			unbekannt

○ = unregelmäßige Sublateralhaarung; ● = Spontanhaarung nach Absetzen des Wurfes; ◐ = großfleckige Haarung; ◑ = kleinfleckige Haarung; (+) = Wurfgeschwister; (!) = ältestes Individuum aus der markierten Reihe.

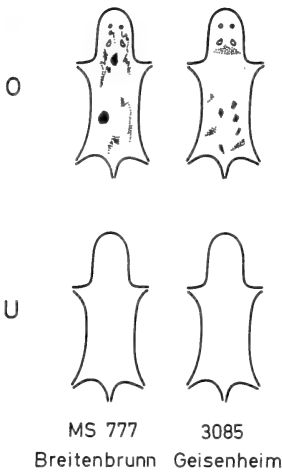


Abb. 6. Gartenschläfer. Altershaare als kleinfleckige Haarung (Kritzelhaarung) von Individuen aus dem Lebensraum: Breitenbrunn/Fichtelgebirge ♀ 120/43/31.0; Geisenheim/Taunus ♂ 135/75/32.2. Ziffern: wie in Abbildung 5 (Zeichnung: ALTHAUS, München)

dem Juni wurden haarende ♂♂ nicht gesehen. Das heißt nicht, daß es sie nicht gibt. Für den Baumschläfer (*Dryomys*) der Waldsteppenzone (Sowjetunion: 39° öL und 52° nB) konnte ANGERMANN (1963:349) Haarwechsel der ♂♂ schon im letzten Maidrittel (20. 5. — 31. 5.) nachweisen und ein Maximum haarender bereits im letzten Junidrittel bestimmen (21. 6. — 30. 6.). Diesen Schluß erlaubt der Inhalt der Tabelle 4 nicht. Aber folgendes kann ihren Aussagewert ergänzen: im Juni waren 7 von 13 (8,5), im Juli 4 von 11 (7,4), im August 5 von 9 (5,4) und im September 3 von 7 (4,3) G. in irgendeiner Phase der Altershaarung, mithin ♂♂ in derselben Reihenfolge 6 von 8, 1 von 7, 1 von 5 und endlich 2 von 4.

Bemerkenswert ist die Spontanhaarung bei ♀♀ nach dem Absetzen ihres Wurfes. So etwas geschieht regelmäßiger, aber es kann nur, muß nicht so sein: Gehege. Ober- und Unterseite sind gleichzeitig in voller Haarung, von Unterkopf und Oberschenkeln gelegentlich abgesehen, so daß das Althaar geradezu in Büscheln ausgeht. Es gibt ein ähnliches Bild wie jenes von der spontanen Zwischenhaarung. In 10–14 Tagen ist dieser Wechsel des Haares beendet. Beispiel von solcherweise haarenden ♀♀ zeigt Abbildung 7. Von den 4 betreffenden in der Tabelle 4 war 2mal der Sachzusammenhang offenkundig, da beide ♀♀ erweisbar einen Wurf aufgezogen hatten.

Während Tragezeit und Säugen wurde im Gehege niemals Haaren beobachtet. Im allgemeinen waren die Jungschläfer eines Wurfes älter als 40 Tage, ehe der Mutter-schläfer Haarwechsel zeigte, und diesen dann vielfach spontan (9 von n = 21). Verzögerung der Haarung wird auch bei dem Baumschläfer auf Trächtigkeit zurückgeführt (ANGERMANN 1963:349).

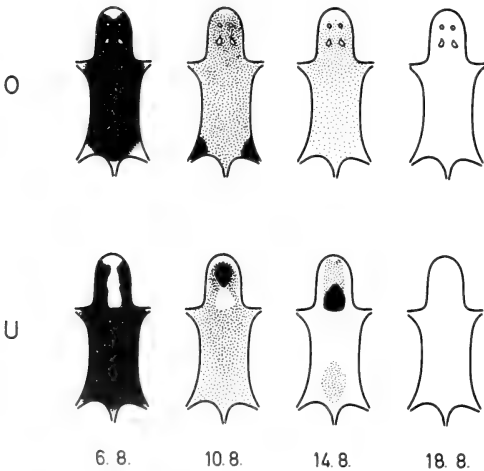


Abb. 7. Gartenschläfer. Spontanhaarung eines ♀ aus der Population Breitenbrunn/Fichtelgebirge, beginnend um den 4. 8. nach Auflösung des Mutter-Kind-Verhältnisses am 41. Lebenstag der Jungschläfer (Zeichnung: ALTHAUS, München)

Ungeklärt bleibt es mangels ausreichender Unterlagen, ob im Lebensraum G. nach Vollendung der 1. Winterruhe (ad.) den Haarwechsel frühzeitig durchlaufen, mit anderen Worten alle Jährlinge schon im Spätfrühling die Haarung vollziehen und so in einer Population zweimaliges Haaren je Gedeihperiode vortäuschen. Ebenso bleibt es ungeklärt, wieweit dieser (3.) Haarwechsel noch eher dem sublateralen Typ entspricht als spätere, nach der 2. Winterstarre durchlaufene (Ad.).

Ist Flecken- und Kritzelhaarung möglicherweise ein Hinweis auf eingetretene Geschlechtsreife, welche bei dem G. in Mitteleuropa erst nach der 2. Winterstarre erreicht wird? Man weiß es nicht.

## D.

Bei den Unterarten des G., welche im Verbreitungsareal der Art so unterschiedliche Klimaregionen bewohnen, ist anscheinend niemals auf Haarwechselvorgänge geachtet worden. Ist doch sogar das Typusexemplar für die Unterart *pallidus* Barrett-Hamilton, 1899 in Haarung (!), "an immature individual in the light transitional pelage between the plumbeous first coat and the russet tinged livery of the adult" (MILLER 1912:559), und so zu ihrem sonst unverständlich bleibenden Namen gekommen. Was sich an Vorlagen aus Museumssammlungen prüfen ließ, ist auszugsweise in der Abbildung 8 zusammengestellt worden. Selbstverständlich überwiegen Individuen aus der *quercinus*-Gruppe (*quercinus* Linnaeus, 1766). Unterarten aus der *lusitanicus*-Gruppe (*lusitanicus* Reuvs, 1890) und der *melanurus*-Gruppe (*melanurus* Wagner, 1840) sind viel spärlicher, leider.

Die Abbildung vereinigt Haarwechselbilder von Jugendhaarung, Zwischenhaarung und Altershaarungen. Das ist in der Kennzeichnung der Symbole nicht zum Ausdruck gebracht: die einen umfassen Juv./ad./Ad.-Haarungen, die anderen Jugendhaarwechsel (juv.) und 2mal Zwischenhaarwechsel (Juv.: 22. 9.) als mit dem Jugendhaarwechsel sich überschneidende Spontanhaarung (Zahnwechselbeginn: Geisenheim/Taunus).

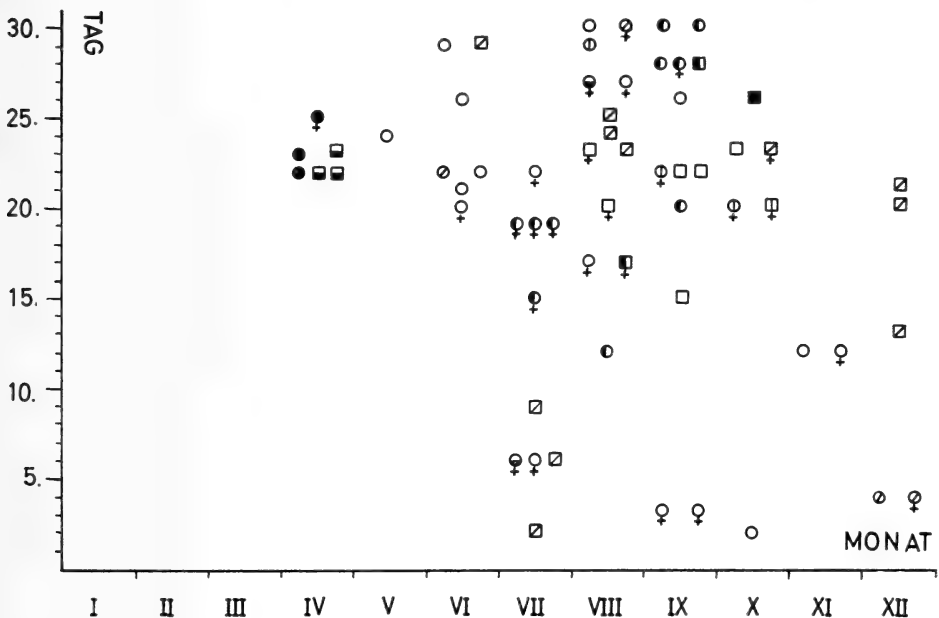


Abb. 8. Gartenschläfer. Haarwechsel bei Schläfern verschiedener Unterart-Zugehörigkeit und Verbreitung in Mittel- und Südeuropa und Nordafrika. ■ = Jugendhaarung (juv.) = 1. Haarwechsel, mit dem Zahnwechsel auslaufend, ○ = weiterer Haarwechsel = Zwischenhaarung (Juv.) und Altershaarungen (ad., Ad.) — + = ♀♀, sonst ♂♂

- ● *melanurus*-Gruppe (*tunetae*): Tunesien, Rio de Oro
- ■ *lusitanicus*-Gruppe (*sardus*, *pallidus*): Sardinien, Sizilien
- ○ *quercinus*-Gruppe (*quercinus*): Bayern, Hessen
- ⊠ ⊙ *quercinus*-Gruppe (*quercinus*): Italien (Genua), Spanien (Linares)
- ⊡ ⊚ *quercinus*-Gruppe (*quercinus*): Italienische Alpen, Spanische Pyrenäen
- ⊢ ⊛ *quercinus*-Gruppe (*munbyanus*): Marokko.

Das Herkommen der Vorlagen zu Abbildung 8 hat folgende Gruppierung: *quercinus*-Gruppe zwischen 50° nB und 44° nB ("*munbyanus*" 35° nB); *lusitanicus*-Gruppe zwischen 44° nB und 37° nB; *melanurus*-Gruppe zwischen 37,5° nB und dem Wendekreis des Krebses. Die Unterart *quercinus* Linnaeus, 1766 zeigt in der Population Borzoli (Genua) noch im Dezember frei schweifende juv. (Jugendhaarwechsel) und Juv. (Zwischenhaarwechsel), beides schon erwähnt (s. o.). Für die Unterarten *pallidus* Barrett-Hamilton, 1899, *sardus* Barrett-Hamilton, 1901 und *dalmaticus* Dulic und Felten, 1962 summieren sich Haarungsbilder (zumeist als Zwischenhaarung charakterisiert) zwischen Juli und September, was Würfe, bei Anlegen des Maßstabs für mitteleuropäische Populationen, wenigstens ab April erwarten läßt. Die nordafrikanischen *G. quercinus* Linnaeus, 1766 (= *munbyanus* Pomel, 1856) und *tunetae* Thomas, 1902 verraten durch Jugendhaarung (*quercinus*) oder sogar schon Zwischenhaarung (*tunetae*) einen noch früheren Beginn der Wurfzeit. Wann mittelmeerländische und nordafrikanische *G.* Altershaarungen zeigen und wie diese sich auf ad./Ad.-Individuen verteilen, weiß niemand. Sie könnten sich bei Annahme eines nahezu ununterbrochenen Gedeihzyklus' im ganzen Jahresrund finden. Für *G.* aus Nordafrika kann man sich fragen: ob im April haarende ♀♀ schon in Nach-Wurf-Haarung begriffen sind (ad./Ad.?) ; ob das Voraus der ♂♂ in der Haarung (Mitteleuropa) wegen länger andauernder Fortpflanzungsperiode entfällt (an Eindrücklichkeit verliert) und sich haarende *G.* beiderlei Geschlechts über die ganze Gedeihperiode hin finden; endlich, ob womöglich der für den europäischen Kontinent deutliche Unterschied zwischen ad.- und Ad.-Schläfern wegen früher Geschlechtsreife wegfällt (nur 1 Jahr statt 2en in der Population Breitenbrunn)?

Der topographische Charakter des Haarungsablaufs ist bei allen Unterarten des *G.* derselbe. Das ist wohl in der genetischen Konstitution der Gattung verankert. Über den zeitlichen Ablauf ist nichts bekannt. Er könnte wohl eher Umwelteinflüssen zugänglich sein und im Areal der Verbreitung Änderungen unterliegen. Das wäre ein gut umrissenes Ziel zukünftigen Forschens.

## E.

Was sich aus dem Überblick über die eigene Erfahrung mit dem Haarwechselgeschehen bei dem *G.* darstellt, ist dies: Im Geburtsjahr folgen 2 Haarungen nacheinander, als Jugend- und Zwischenhaarung bezeichnet; und nach dem 1. Winterschlaf folgende Altershaarungen sind wahrscheinlich auf *eine* im Lauf der Gedeihperiode begrenzt. Auf *eine*, denn die Vorlagen geben keinen Hinweis auf eine Frühjahrs- und Herbsthaarung! Sie geben auch keinerlei Möglichkeit, aus eben diesem Grund, von einem Sommer- und Winterkleid zu sprechen, nicht wenigstens im landläufigen Sinn. Quantitative Untersuchungen über die Haardichte konnten nicht zu Ende geführt werden. Was vorliegt, entbehrt noch der Beweiskraft. Einstweilen! Es ist einigermaßen schwierig, das Urteil ganz auf den im Lebensraum ablaufenden Vorgang zu gründen. Falls zukünftig fortzuführende Beobachtung überhaupt im Jahresablauf Unterschiede in der Haardichte zeigte, ließe sich auch an bloßen Ausfall von Haar (Wollhaar) nach Beendigung des Winterschlafes denken, zur Lichtung des Pelzchens für die warme Jahreszeit. Und das muß für einen Beobachter „verdeckt“ ablaufen, ohne Veränderungen an der Hautinnenseite. Aber das sind keine Schlüsse, sondern Vermutungen.

Dem Haarwechsel der Schlafmäuse ist vereinzelt immer wieder Aufmerksamkeit geschenkt worden, und vom Baumschläfer, Siebenschläfer (*Glis*) und Haselmaus (*Muscardinus*) gibt es Unterlagen. Die daraus gezogenen Schlüsse sind widerspruchsvoll. Das ist aber verständlich, denn die Unterlagen sind ungleichartig und -wertig. KRYLTZOV (1964:11) widmet der Haarwechseltopographie von Schlafmäusen 4 Zeilen und sagt: "The moulting in *Glis glis* L., *Muscardinus avellanarius* L. and *Dryomys nitedula* Pall. proceeds by the sublateral type, and phases of moulting may be strongly pronounced,

or the growth of the hair spreads nearly all over the whole skin very quickly, this is very typical of the younger animals; the old animals moult diffusely". Das ist wenig genug, und überdies einiger Widerspruch zur voraufgegangenen Darstellung offenbar. Ein Blick auf die einzelnen Arten lehrt einen die Unzulänglichkeit des Wissens kennen. Was ANGERMANN (1963:349, 358) über den Haarwechsel des Baumschläfers sagt, würde, so scheint es, dem Haarungsablauf bei dem G. nahekommen, vielleicht völlig entsprechen, soweit der topographische Ablauf und das Geschehen im Kalenderjahr gemeint sind: *ein* Wechsel je Gedeihperiode könnte diese Schläferart im Lebensraum charakterisieren. Es fände Bestätigung in den Angaben von OGNEV (1947:516, 1963:448) und SIDOROWICZ (1959:22), welcher ausdrücklich sagt, daß Baumschläfer "caught in May do not exhibit any trace of moulting". Widersprechender sind auf den Siebenschläfer bezügliche Beobachtungen, die Angaben über Zahl der Haarungen schwankend zwischen 1 und 2. Im einzelnen folgendes: v. VIETINGHOFF-RIESCH (1960:30) vertritt für erwachsene Siebenschläfer 1 Haarwechsel, im Juli und August ablaufend; OGNEV (1947:457, 1963:398) nennt nach Autoren (Zitat) eine von Winterschlafende bis zu Winterschlafbeginn durchlaufende diffuse Haarung mit einem vollständigen Haarwechsel von Mitte August bis Ende September, sagt aber dazu "molt occurs only once" (1963:399). KÖNIG (1960:555), bezogen auf Siebenschläfer im Laboratorium, unterscheidet Sommer- und Winterpelz und so auch Haarwechsel im Frühjahr (März und April) und im Herbst (August/September bis Ende Oktober), und KOENIG (1960:482) schreibt sehr bündig „2. Haarwechsel im 1. Frühling, dann Alterskleid“. Endlich gibt es für die Haselmaus so gut wie gar keine Hinweise auf das Haarwechselgeschehen: SIDOROWICZ (1959:82) spricht von Herbst- (September und Oktober) und Frühlingshaarung (vor Juni), begründet es aber nicht, wie ihm denn auch hinsichtlich der Topographie des Vorgangs ein Lapsus unterläuft. Das wäre es.

Über die Jugendhaarung und ihren zeitlichen und räumlichen Verlauf gibt es nur ganz zusammenhanglose Einzelheiten von dem Siebenschläfer bei KOENIG (1960:482): 46. Lebenstag — 1. Haarwechsel, und ausführlicher in v. VIETINGHOFF-RIESCH (1960:32) nach Autoren: 50. Lebenstag — 1. Haarwechsel als Sublateralhaarung. Die Angabe von KOENIG jedoch kann im Verein mit dem oben genannten Zitat („2. Haarwechsel im 1. Frühling“) folgende Überlegung rechtfertigen. Für den Siebenschläfer gilt allgemein eine späte Wurfzeit (Mitte August bis Anfang September; v. VIETINGHOFF-RIESCH 1960, 120). Stellt man es in Rechnung, so fielen der Beginn der Jugendhaarung allgemeiner in den späten Herbst, Anfang Oktober bis Ende Oktober oder gar Anfang November, ihre Beendigung also frühestens in den Novemberbeginn. Das hieße aber Beendigung der Jugendhaarung *unmittelbar* vor der Winterruhe. Für eine 2. Haarung (Zwischenhaarung) bleibt nicht Zeit. Wie nun, wenn der „2. Haarwechsel im 1. Frühling“ der nachgeholt Zwischenhaarung entspräche? Ihre Unterdrückung über die Zeit der Winterrast hin bioklimatische Veranlassung hätte? Dann könnte die nachwinterliche Zwischenhaarung der jungen Schläfer (Juv.), die körperlich schon im Bereich der Variationsweite erwachsener stehen, Anlaß für die Annahme von 2 Haarungen je Jahr sein, während in Wirklichkeit ad./Ad.-Schläfer nicht anders als vermutlich Garten- und Baumschläfer im mitteleuropäischen Siedlungsraum nur einmal haaren würden (Spätsommer bis Frühherbst).

Für eine vergleichende Betrachtung des Haarwechsels der Schlafmäuse fehlt es also noch gehörig an Voraussetzungen; denn nicht einmal für mitteleuropäische Populationen ist das Wissen rund und sicher. Und um wieviel weniger gilt es für das ganze Verbreitungsgebiet der Arten, in dessen unterschiedlichen Lebensräumen sie unter den mannigfaltigsten ökologischen Bedingungen siedeln.

Die Eingliederung in den Typ sublateraler Haarung teilen die Schlafmäuse mit vielen anderen kleinen Nagetieren (Zusammenfassung: KRYLTZOV 1964). Betreffend kleine Säugetiere der Heimat, haben v. LEHMANN (1958) und STEIN (1960) den Haar-

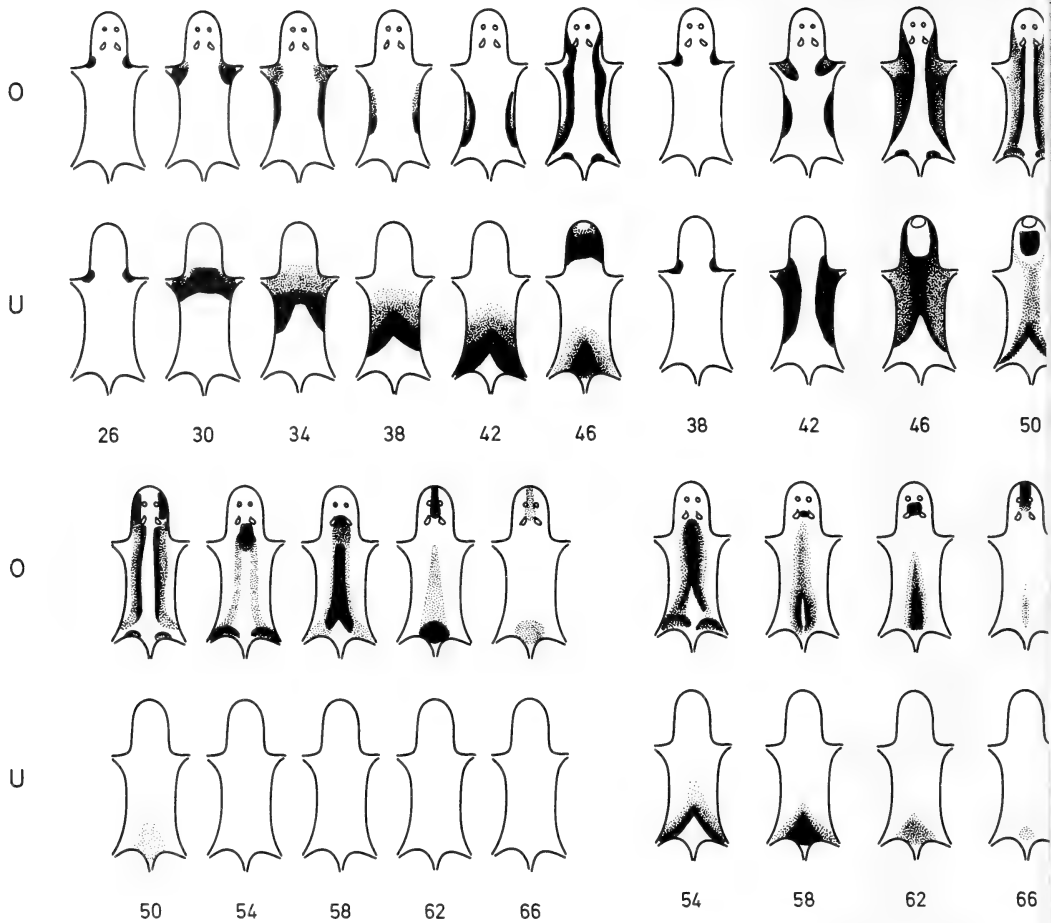


Abb. 9. Mausartige. Jugendhaarwechsel (Ziffern: Tag) nach dem sublateralen Typ ablaufend, in Gestalt einer „Normentafel“ (Einschränkung s. Abbildung 3), bei Erdmaus (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761) und Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) als Vergleich mit dem Gartenschläfer (KAHMANN und Mitarbeiter, bisher unveröff.). (Zeichnung: ALTHAUS, München)

wechsel untersucht. Eine eigene Darstellung harrt des Druckes. Aus dieser mögen die Teilbilder der Abbildung 9 zeigen, wie überaus ähnlich der Ablauf des Haarwechsels, hier Jugendhaarwechsels (juv.), sein kann.

Dank gebührt an dieser Stelle den Damen Dr. R. ANGERMANN, Berlin, G. LAU, München, und den Herren C. CORBET, London, Dr. H. FELTEN, Frankfurt, und Prof. Dr. E. TORTONESE, Genua.

#### Zusammenfassung

An einer Population des Gartenschläfers aus dem Fichtelgebirge (Breitenbrunn/Oberfranken) wurde das Haarwechselgeschehen untersucht (Lebensraum und Gehege). Der Wechsel des Nestlingshaares beginnt jenseits vom 40. Lebenstag (Tabelle 1) und dauert durchschnittlich 30 Tage. Er verläuft nach Art des sublateralen Typs. Im wechselnden Zeitabstand von dieser Jugendhaarung folgt ein Zwischenhaarwechsel von unterschiedlicher Dauer (Tabelle 2), welcher zu einer Art Übergangskleid führt. Abweichungen vom Bild der Sublateralhaarung sind bedeutender. Vor dem Eintritt in den Winterschlaf durchläuft der G. also zwei Haarungen. Weitere nach

Beendigung der 1. Winterrast zeigen anscheinend altersbedingte Abweichung vom Typ, sei es großfleckiger oder kleinfleckiger Haarwechsel (Tabelle 4). ♀♀ haaren oft nach Beendigung des Pflegezusammenhaltes mit den Jungschläfern. Nach der 1. Winterruhe ist anscheinend nur 1 Haarwechsel je Gedeihperiode charakteristisch, gewöhnlich mit dem Abschluß der Laufzeit einsetzend, daher bei den ♂♂ früher, da sie an weiterer Brutfürsorge nicht teilhaben.

### Summary

#### *Moulting of the Dormouse *Eliomys quercinus quercinus**

Moulting of the dormouse *Eliomys quercinus quercinus* Linnaeus, 1766 of a population in northern Bavaria has been described and these are the results:

1. 2 moults are observed in the months before first hibernation. The first one is a juvenile moult (juv.), beginning about an age of 40 days and ending with the shedding of the only premolar p to P. The result is an transitional pelage. The second one, a subadult moult (Juv.), begins normally after a certain time interval but sometimes immediately with the end of the juvenile moulting, and then overlapping. Both moults belong to the sublateral type but the second one sometimes shows a disturbed topography.
2. After first hibernation moulting probably is confined to one the year round (ad. and Ad.), and no signs of the characteristic moult pattern of the skin's corium are to be seen before June. Males moult earlier, females after rearing the nestlings and then often spontaneously the whole fur very quickly. Generally this third and following ones (after second hibernation a. s. o.) are diffuse ones, showing larger or smaller patches or spots.
3. Sublateral moulting is a type that dormice share with many other rodents.

### Literatur

- ANGERMANN, R. (1963): Zur Ökologie und Biologie des Baumschläfers *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in der Waldsteppenzone. Acta Theriol. Bialowies 7, 333—367.
- FRISCH, O. VON, und KAHMANN, H. (1968): Der Gartenschläfer (*Eliomys*) in der Crau/Südfrankreich. Z. Säugetierkunde 33, 306—312.
- KAHMANN, H., und HAEDRICH, B. (1957): Eine Untersuchung an *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 (Mamm., Rod.) auf der Insel Korsika. Zool. Anz. Leipzig 158, 233—257.
- KAHMANN, H., und STAUDENMAYER, T. (1969): Biometrische Untersuchung an zwei Populationen des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde 34, 98—109.
- (1970): Über das Fortpflanzungsgeschehen bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Säugetierkd. Mitt. München. Im Druck.
- KÖNIG, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers *Glis g. glis* (Linnaeus, 1766). Z. Morph. Ökol. Tiere Berlin—Heidelberg 48, 545—575.
- KOENIG, L. (1960): Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). Z. Tierpsychol. 17, 427—505.
- KRYLTZOV, A. I. (1964): Moults topography of Microtinae, other rodents and lagomorphs. Z. Säugetierkunde 29, 1—17.
- LEHMANN, E. VON (1958): Zum Haarwechsel deutscher Kleinsäuger. Bonn. Zool. Beiträge Bonn 9, 10—22.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.
- OGNEV, S. I. (1947/1963): Mammals of U.S.S.R. and Adjacent Countries. 5, Moskau-Leningrad.
- OSTWALD, W. (o. J.): Die kleine Farbmessfel. Ausgabe A. Göttingen.
- RIDGWAY, R. (1912): Color standards and nomenclature. New York.
- SIDOROWICZ, J. (1959): Über Morphologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avelanarius* L.) in Polen. Acta Theriol. Bialowies 3, 75—91.
- STEIN, H. W. (1960): Zum Haarwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) und weiterer Muroidea. Acta Theriol. Bialowies 4, 27—44.
- VIETINGHOFF-RIESCH, A. VON (1960): Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Jena.
- ZIMMERMANN, K. (1952): Vergleichende Farbtabelle. Frankfurt/Main.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. KAHMANN und Stud.-Ass. L. TIEFENBACHER, Zoologisches Institut, 8 München 2, Luisenstraße 14

# Das Vorkommen von *Crocidura suaveolens mimula* Miller, 1901 (Mamm., Insectivora) in Nordtirol gesichert

VON VOLKER MAHNERT

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Innsbruck (Vorstand: Univ.-Prof. Dr. H. Janetschek) und der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl der Universität Innsbruck  
(Vorstand: Univ.-Prof. Dr. W. Heissel)

Eingang des Ms. 6. 9. 1969

Fundorte: Nördliche Umgebung Innsbrucks (Mühlau), ca. 700 m, in Wiesenhecken, 16./17. VIII. 1967: 1 ♂, 3 ♀♀. Gl. Fundort, 9. XII. 1967: 1 ♂.

BAUER und WETTSTEIN (1965) hatten das Vorkommen der Gartenspitzmaus in Nordtirol bereits als wahrscheinlich angenommen: Sie stützten sich dabei auf die Meldung einer *Crocidura russula* aus Steinach durch WETTSTEIN (1925) als vermutliche Fehlbestimmung einer *Crocidura suaveolens*. Dies konnte durch eine spätere Revision des betreffenden Exemplares durch Dr. F. SPITZENBERGER bestätigt werden (BAUER, in litt.)<sup>1</sup>: Es handelt sich um ein diesjähriges ♀. Erstaunlich an diesem Fund ist die Seehöhe, da bisher kaum *suaveolens*-Funde über 700 m bekannt wurden (BAUER 1960). Auf das fragliche Vorkommen der *Crocidura russula* in Österreich hatten bereits ZALESKY (1949) und BAUER (1960) hingewiesen, nach RICHTER (1963) ist das Auftreten der Hausspitzmaus in unserer Gegend praktisch auszuschließen. Es stellte also keine Überraschung dar, als ich im Laufe parasitologischer Untersuchungen auch die Gartenspitzmaus (wenn auch nur in fünf Exemplaren) fangen konnte. Aus den angrenzenden Ge-

## Schädelmaße der Tiroler Exemplare (in mm)

Nr.	Fangdatum	Geschlecht	CB	SB	CH
67—68	16. 8. 67	♀ diesjährig	15,9	7,9	4,0
67—70	17. 8. 67	♀ diesjährig	16,3	8,2	4,2
67—71	17. 8. 67	♀ diesjährig	—	—	4,15
67—72	17. 8. 67	♂ vorjährig	16,3	8,3	4,3
67—146	9. 12. 67	♂ diesjährig	—	—	4,2
Mittel			16,16	8,13	4,17
Bayern (KAHMANN, 1952) (n = 13):					
Minimum (Unterstall, 13. 3.) ♂			16,6	8,2	
Maximum (Unterstall, 6. 1.) ♂			17,3	8,8	
Mittel			16,93	8,35	
Neusiedlersee (BAUER, 1960) (n = 26):					
Minimum (ad. + iuv.)			15,9	7,8	
Maximum (ad. + iuv.)			17,3	8,6	
Mittel			16,5	8,06	
CB Condylbasallänge, SB Schädelbreite, CH Coronoidhöhe, n Zahl der gemessenen Tiere					

<sup>1</sup> Das Exemplar befindet sich in der Alkoholmaterialsammlung des Naturhistorischen Museums Wien (NMW 9845).



bieten war diese Art bereits des längeren bekannt (BAUER et al., 1967; KAHMANN, 1952; von LEHMANN, 1962).

Das Gewicht wurde nur bei einem Männchen bestimmt (67–146): Es betrug 5,0 g. Die Tiroler Exemplare scheinen also (wenigstens nach diesen wenigen untersuchten Tieren) kleiner zu sein als z. B. die bayerischen oder burgenländischen Vertreter. Dies trifft auch für die Körpermaße zu: Kopf-Rumpf-Länge 53–60 mm, Schwanzlänge 31 bis 35 mm; die Hinterfußlänge wurde ungenau abgenommen, so daß eine Angabe dieser Maße wenig Wert hat. Ob diese Größenunterschiede real sind, kann erst nach Vorliegen einer größeren Serie beantwortet werden.

Die Farbe der drei Jungtiere (67–68, 70, 71) ist ziemlich einheitlich schwärzlich-braungrau auf der Oberseite, die Unterseite zeigt eine mehr oder weniger weißgraue Färbung; die Beurteilung der Seitengrenze ist durch die Art der Präparation (Spannfell, ventral aufgeschnitten) erschwert, doch ist trotzdem noch erkennbar, daß sie beim ♀ 67–68 sehr undeutlich ist (dieses Tier ist auch auf der Unterseite am dunkelsten), bei den übrigen Exemplaren ist sie mehr oder weniger auffällig, am ausgeprägtesten beim vorjährigen ♂. Dieses zeigt eine warm-braune Rückenfärbung mit leichtem rötlichen Anflug, die Unterseite ist grau, gelb überflogen. Das Männchen, das im Dezember in die Falle ging, liegt in der Färbung ungefähr zwischen den erwähnten Tieren, es ist auf der Oberseite viel brauner und weniger schwärzlich als die drei Jungtiere, die Unterseite ist rein grau.

Über die Lebensweise kann natürlich keine Aussage gemacht werden; erwähnenswert wäre vielleicht nur, daß zwei der Tiere am Nachmittag zwischen 16 und 20 Uhr gefangen wurden (davon das ♂ im Dezember), die übrigen Exemplare gingen (höchstwahrscheinlich) am frühen Morgen (vor 7 Uhr) in die Falle. Wie schon KAHMANN (1952) und BAUER (1960) feststellten bzw. vermuteten, scheint die Gartenspitzmaus in unserer Gegend im Freien zu überwintern: Das Männchen wurde im Dezember in beträchtlicher Entfernung vom nächsten Haus unter einem Wurzelstock in einer Hecke gefangen.

Mein aufrichtiger Dank gilt Herrn Dr. H. M. STEINER, Wien, der für mich die Bestimmung bzw. Revidierung der Tiere durchführte und mir für vorliegende Arbeit Hinweise und Hilfe angedeihen ließ; Herrn Dr. K. BAUER, Wien, möchte ich für die lebenswürdige Mitteilung über die *Crocidura „russula“* aus Steinach und für die Erlaubnis danken, das Revisionsergebnis in diese Arbeit einbauen zu dürfen.

### Zusammenfassung

Für Nordtirol (Österreich) wird das Vorkommen der Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens mimula*, MILLER bewiesen. Die Meldung einer *Crocidura russula* aus Nordtirol wird auf eine Fehlbestimmung einer *Crocidura suaveolens* zurückgeführt.

### Summary

#### *Occurrence of Crocidura suaveolens mimula in North Tirol*

The occurrence of *Crocidura suaveolens mimula* MILLER in North Tirol is confirmed. The notice on a occurrence of *Crocidura russula* in this region is based, as it is demonstrated, on a misidentified specimen of *C. suaveolens mimula*.

### Literatur

- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. Zool. Beitr. 11 (2–4), 141–344.  
— Naturhistorisches Museum Wien, in litt. 4. VII. 1969.  
BAUER, K., KRAPP, F., und SPITZENBERGER, F. (1967): Säugetiere aus Vorarlberg. Ann. Naturhist. Mus. Wien 70, 55–71.

- BAUER, K., und WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. (1965): Mammalia, 1. Nachtrag. Catalogus Faunae Austriae XXI c, 17—24.
- KAHMANN, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Bayern. 5. Ber. Naturforsch. Ges. Augsburg, 147—170.
- LEHMANN, E. VON (1962): Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein. Jb. histor. Ver. Fürstentum Liechtenstein 62, 159—362.
- RICHTER, H. (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura* Wagler 1832) in Mitteleuropa. Abh. Ber. Mus. Tierkunde Dresden 26, 219—242.
- WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. (1925): Beiträge zur Säugetierkunde Europas I. Arch. Naturgesch. 91, Abt. A, 139—163.
- ZALESKY, K. (1949): Die Spitzmäuse Österreichs. Natur und Land 35 (5), 90—92.

*Anschrift des Verfassers:* VOLKER MAHNERT, Institut für Zoologie, A-6020 Innsbruck, Universitätsstr. 4

## Beitrag zu — Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl

Von ULRICH LIENHARD

In der Zeitschrift für Säugetierkunde (34. Band, Heft 4, 1969) berichtet HANS REICHSTEIN über eine Wasserspitzmaus aus dem Raume nördlich von Kiel, die mit 10 Em-



11 *Neomys fodiens*-Embryonen adultes; Sektion am frischtoten Tier am 4. 7. 1962

bryonen trächtig ging. REICHSTEIN ermittelte diese hohe Embryonenzahl als erster bestätigter Fall für Mittel-Europa.

Am 4. Juli 1962 wurde, vermutlich durch eine Katze, eine Wasserspitzmaus in unseren Garten getragen und tot, mit einer Bißwunde am seitlichen Körper, aufgefunden. Das Tier dürfte aus dem 150 Meter nahen Altachenbach kommen, welcher ein günstiges Gewässer für *Neomys fodiens* darstellt und ich darin selber schon Paarungsszenen der fraglichen Art feststellte. Die Sektion ergab, daß die gesagte Wasserspitzmaus mit 11 Embryonen trächtig ging. Die Aufnahme (s. Abb.) bestätigt das Sektionsergebnis. Das adulte Tier und sämtliche Embryonen wurden konserviert.

### Summary

#### *High Number of Embryos in Neomys fodiens*

On July 4th 1962 a female water shrew was found in a garden in Brittnau (Switzerland) pregnant with 11 embryos.

*Anschrift des Verfassers:* ULRICH LIENHARD, Ch-4805 Brittnau Altachen, Zofingerstr. 593

## Erstnachweise der Wimperspitzmaus (*Suncus etruscus*) für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum

VON FRIEDERIKE SPITZENBERGER

*Eingang des Ms. 23. 12. 1969*

Da das Gewicht der Wimperspitzmaus, des kleinsten europäischen Säugetieres, im allgemeinen zu gering ist, um Klappfallen der herkömmlichen Ausführung auszulösen, wurden Vorkommen der Art bisher hauptsächlich dadurch bekannt, daß man sie als Beutetier in Eulengewöllen fand. Unser Wissen über die Verbreitung ist daher sehr lückenhaft. Neue Funde bestätigten z. T. die Voraussagen über wahrscheinliche Vorkommen, die sowohl KAHMANN u. ALTNER (1956) als auch WITTE (1964) auf Grund der ihnen bekannten Nachweise machten. So konnten PIEPER (1966) und v. LAAR und DAAN (1967) die Wimperspitzmaus auf Rhodos bzw. Samos feststellen. Mir liegt ein Beleg für Kreta von 1965 vor, und 1969 gelang meinen Mitarbeitern und mir der erste Nachweis für die Türkei.

### 1. Nachweis für Kreta

Am 25. April 1965 sammelte eine Arbeitsgruppe des Naturhistorischen Museums Wien (Dr. O. PAGET, Dr. E. KRITSCHER, A. BILEK) Eulengewölle (so gut wie sicher alte Gewölle der Schleiereule, *Tyto alba*) in Kolymvarion (NW-Kreta; an der Basis der von ZIMMERMANN, WETTSTEIN, SEWERT und POHLE, 1953 Titiron genannten Halbinsel). Unter den Beutierresten befanden sich der rechte Mandibelast und das Rostrum eines *Suncus etruscus*.

## 2. Nachweis für die Türkei

Während eines halbjährigen Aufenthaltes als Lehrbeauftragte an der Universität Izmir konnte der erste Nachweis der Wimperspitzmaus für Anatolien erbracht werden. Der Fundort liegt 3 km S Kuşadası im Vilayet Izmir in etwa 20 m Seehöhe in 500–1000 m Abstand von der Küste in der mediterranen Zone. Es handelt sich um relativ intensiv genutztes Kulturland, in dem mittelalte Olivenhaine (mit geackertem, nicht bebautem Boden) und kleine Weizenfelder dominieren, in das einzelne Feigen- und Zypressenbäume eingestreut sind und das von Legmauern durchzogen und abgegrenzt ist. Die meisten dieser Mauern werden von schmalen Streifen ruderaler Staudenfluren begleitet. Am Fuß derartiger Mauern grub ich mit Hilfe meiner Mitarbeiter am 3. Mai 1969 30 teils runde, teils viereckige Konservendosen (Durchmesser ca. 15 cm, Höhe ca. 25 cm) als Fanggruben ein. Wir versenkten diese Dosen in ungefähr 2 m Abständen in die zu dieser Jahreszeit noch lockere Erde, und zwar so, daß ihr oberer Rand mit dem Boden in gleicher Höhe abschloß und füllten sie bis zu einem Drittel mit einer Formalin-Lösung.

Bei der ersten Kontrolle am 11. Mai 1969 fehlten 4 Fallen, die verbliebenen 26 enthielten neben etlichen Arthropoden einen Europäischen Halbfingergecko (*Hemidactylus turcicus*), 2 Hausmäuse (*Mus musculus*) und 5 Wimperspitzmäuse (*Suncus etruscus*).

Diese erste Kontrolle sollte die einzige erfolgreiche bleiben. Am 26. Mai und 17. August fanden sich nur mehr große Mengen von Arthropoden, deren Bestimmung zur Zeit noch aussteht, aber keine Wirbeltiere mehr. Mittlerweile hatte sich das Landschaftsbild stark verändert, der Boden war steinhart geworden, die Felder abgeerntet und die üppige Frühjahrsvegetation der Wegränder verdorrt. Aus dieser Zeit stammen die Biotopaufnahmen (Abb. 1 und 2).



Abb. 1. Rand eines Weizenfeldes (mit einzelnen Olivenbäumen) mit eingestürzter Legmauer. Hier wurde in eingegrabenen Konservendosen *Suncus etruscus* gefangen. 3 km S Kuşadası, Vil. Izmir



Abb. 2. Eingegrabene Konservendose an einer Legmauer. 3 km S Kuşadası, Vil. Izmir

## Das Material

Die z. T. sehr stark fixierten Tiere wurden einige Tage in Wasser enthärtet und dann in Alkohol überführt. Die Maße der so behandelten Tiere sind wie folgt, das Gewicht wurde am fast trockenen Tier ermittelt.

Kopfrumpflänge mm	Schwanzlänge mm	Hinterfußlänge mm	Gewicht g
42	25	8,05	1,5
43	26	8,1	1,7
44	26	8,2	1,85
44	26	8,3	1,95
44	26	8,3	2,0

An einem Tier ließ sich das Geschlecht nicht feststellen, von 2 ♀♀ (beide nicht trächtig) wies eines ein stark vergrößertes Milchdrüsengewebe auf, Anzahl und Lage der Zitzen (3 Paar inguinal) entspricht genau den Beschreibungen MILLERS (1912). Die beiden ♂♂ zeigten einen basal deutlich verdickten Schwanz. Diese Erscheinung wurde schon von J. NIETHAMMER (1956) von einer spanischen Wimperspitzmaus beschrieben. Der Umstand, daß verdickte Schwanzwurzeln in meinem Material nur den ♂♂ eigen sind, macht die Deutung wahrscheinlich, daß es sich dabei um ein der Schwanzdrüse bei *C. russula* (NIETHAMMER 1962) vergleichbares Organ handeln könnte.

3. Die Verbreitung von *Suncus etruscus* in SE-Europa und SW-Asien

KAHMANN und ALTNER (1956) versuchten bei der Behandlung ihrer eigenen Funde einen ersten Überblick über die Verbreitung der Art zu geben, der von WITTE (1964) in mancher Hinsicht (vor allem für Italien) vervollständigt wurde. KAHMANN und ALTNER (1956) bezeichneten den Mittelmeerraum als einen der Verbreitungsschwerpunkte der Art und auch WITTE (1964) nahm an, daß sie im klimatisch ± mediterran getönten Raum einen geschlossenen Verbreitungsgürtel besiedle. Die Fortsetzung dieses Areals nach S und E wurde von den genannten Autoren nur gestreift. Da eine vollständige Revision bei dem vorläufigen Mangel an Material noch nicht durchführbar erscheint, scheint es sinnvoll, im Anschluß an die Mitteilung der Neufunde im östlichen Mittelmeergebiet die erwähnten Verbreitungsübersichten durch weitere Funde zu ergänzen um vor allem den Zusammenhang der ostmediterranen Nachweise mit den arabisch-turkestanischen herzustellen. Ein Versuch wurde in Abb. 3 unternommen.

Nach ELLERMANN und MORRISON-SCOTT (1957) besiedelt *Suncus etruscus* in von der Nominatrasse verschiedenen Unterarten einen großen Teil SE-Asiens (über Indien und Ceylon bis Indochina). Ob ein kontinuierliches Areal diese Vorkommen mit den mediterranen verbindet und wo Rassengrenzen liegen, ist vorläufig noch völlig ungeklärt. Die Angliederung der transkaukasisch-turkestanischen Belege an die Nominatrasse geht offenbar auf OGNEW (1928) zurück, der feststellte, daß das ihm vorliegende Material zu einer Abtrennung einer eigenen Unterart nicht ausreiche. Seine Bearbeitung bietet außerdem einen geeigneten Ausgangspunkt bei der Besprechung der faunistischen Daten. Ihm waren folgende Fundorte bekannt: Tbilisi (RADDE, 1889), Lenkoran (SATUNIN, 1905), nach Belegen im Kaukas. Museum: Mugansker Steppe und Umgebung von Nucha, nach Belegen im Zool. Museum der Universität Moskau: Kara kum, und nach Funden von RADDE und WALTER: Turkmenische Steppe und schließlich nicht näher präzierte Meldungen von Zarudnyi in W- und E-Persien.

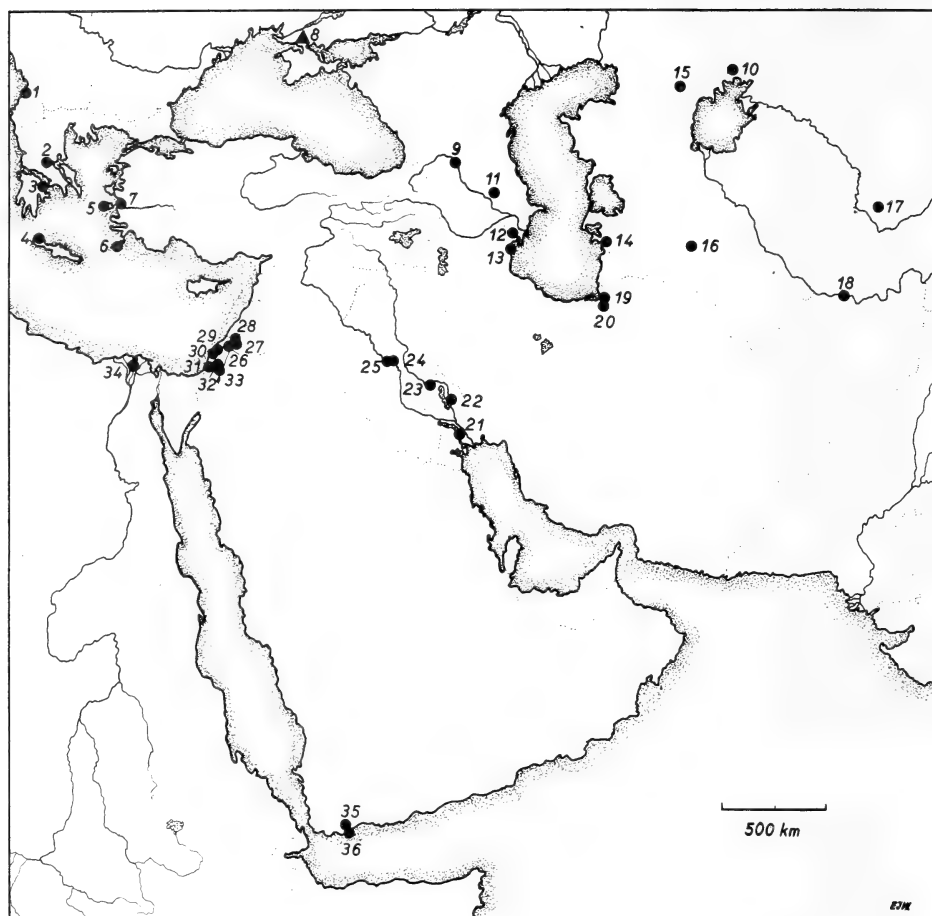


Abb. 3. Verbreitungskarte von *Suncus etruscus* in SE-Europa und SW-Asien. *Albanien*: 1 - Durres, KAHMANN u. ALTNER (1956) — *Griechenland*: 2 - Lamia, MILLER (1912), 3 - Akrokorinth, WETTSTEIN (1941), 4 - Kolymvarion (Kreta), Material im Naturhist. Museum Wien, 5 - Pyrgos (Samos), v. LAAR u. DAAN (1967), 6 - Salakos (Rhodos); PIEPER (1966) — *Türkei*: 7 — 3 km S Kuşadası (Wil. Izmir), Material im Zool. Inst. d. Univ. Izmir — *UdSSR*: 8 - Gornostajewska (Chersoner Gebiet), oberpliozäner Fund, ABELENZEW, PIDOPLITSCHKO u. POPOW (1956), 9 - Tbilisi (Grus. SSR), OGNEW (1928)), 10 - N des Aralsees (Kasachst. SSR), Kusjakin (1965), 11 - Nucha (Aserbaidisch. SSR), OGNEW (1928), 12 - Mugansker Steppe (Aserbaidisch. SSR), OGNEW (1928), 13 - Lenkoran (Aserbaidisch. SSR), OGNEW (1928), 14 - Bolschoi Balchan Gebirge (Turkmen. SSR), OGNEW u. HEPTNER (1928), 15 - Sewernyi Tschink Ustjurtja (Kasachst. SSR), AFANASEW (1960), 16 - Kara Kum (Turkmen. SSR), OGNEW (1928), 17 - Parkent, östl. Taschkent (Usbek. SSR), PETROW (1965), 18 - Termes (Usbek. SSR), WINOGRADOW, PAWLOWSKII u. FLEROW (1935) — *Iran*: 19 - 14,5 km N, 1,6 km W Gorgan (Mazanderan), LAY (1967), 20 - Dar Kale nahe Gorgan (Gorgan), MISONNE (1959) — *Iraq*: 21 - Basra, HATT (1959), 22 - Amara, HATT (1959), 23 - Kut al Imara, HATT (1959), 24 - Al Falluya, HARRISON (1964), 25 - E-Ufer des Euphrat gegenüber Habbaniya, HARRISON (1964) — *Israel*: 26 - Tiberias, HARRISON (1964), 27 - Hulata, HARRISON (1964), 28 - Dan, HARRISON (1964), 29 - Beyt Yannay, HARRISON (1964), 30 - 3 km W Zikhron Ya'aqov, HARRISON (1964), 31 - Rehoboth, HARRISON (1964), 32 - 15 Meilen W Jerusalem, HARRISON (1964) — *Jordanien*: 33 - Kloster Mar Saba, HARRISON (1964) — *Ägypten*: 34 - Nildelta, HEIM DE BALSAC u. LAMOTTE (1957) — *Arabien*: 35 - Lahej, HARRISON (1964), 36 - Aden, HARRISON (1964)

Spätere Publikationen erlauben folgende Ergänzungen dieser Liste: WERESCHTSCHAGIN (1959) verzeichnet in der Verbreitungskarte außer einem Punkt in der Mugansker Steppe einen Fundort westlich des Sewan-Sees. Allerdings fällt auf, daß DAHL (1954) in seiner Übersicht über die Wirbeltiere Armeniens die Art unerwähnt läßt. Vielleicht handelt es sich um einen Irrtum WERESCHTSCHAGINS (1959), da auch die neueren Säugetierfaunen der UdSSR (GUREJEW, 1963, KUSJAKIN, 1965 und TSCHUGUNOW, 1965) das Vorkommen nicht bestätigen. HEPTNER (1926) nahm die Art vermutlich wegen des nahegelegenen aserbajdschanischen Fundortes Nucha in den Bestimmungsschlüssel der daghestanischen Säugetiere auf, ein Beleg für Daghestan scheint jedoch zu fehlen.

Für Turkmenien teilen OGNEW und HEPTNER (1928) einen weiteren Fundort, das Große Balchan Gebirge am E-Ufer des Kaspi, mit. WINOGRADOW, PAWLOWSKI und FLEROW (1935) machen die Art für Usbekistan bekannt, betonen jedoch, daß dem 1929 in Termes gefundenen Tier der für *Suncus* übliche 4. einspitzige Zahn im Oberkiefer fehlt. An der N-Grenze Usbekistans liegt ein in neuerer Zeit von PETROW (1965) gemeldetes Vorkommen: Parkent, östlich von Taschkent, W-Ausläufer des Tien-Schan. Hier fanden sich 2 Individuen der Wimperspitzmaus in Gewöllen von *Asio otus*.

Die nördlichsten Nachweise kommen aus Kasachstan. So publizierte AFANASEW (1960) den Fund von *Suncus etruscus* — wieder aus Eulengewöllen — am Sewernyi Tschink Ustjurt. Der nördlichste bekannte Fundort liegt jedoch nördlich des Aralsees. Er wurde von WINOGRADOW (1958) nach Mitteilungen WARSCHAWKIS gemeldet. Seine genaue Lokalisation konnte ich in der mir zugänglichen Literatur nicht ausfindig machen, die Eintragung auf der Karte erfolgte nach der Verbreitungskarte in KUSJAKIN (1965).

Alle diese Nachweise stammen aus Klimabereichen, für die die Bezeichnung „mediterran“ in keiner Weise zutrifft; so gibt z. B. PETROW (1965) für den Fundort bei Taschkent Wintertemperaturen von  $-20^{\circ}$  an. Sie zeigen, daß wir auch unsere Vorstellungen von den ökologischen Ansprüchen der Wimperspitzmaus bedeutend erweitern müssen.

Das von KAHMANN und ALTNER (1956) und WITTE (1964) verzeichnete Vorkommen der Wimperspitzmaus auf der Krim kann nicht als gesichert gelten. OGNEW (1928) schreibt dazu, daß BLASIUS, der von PALLAS gesammelte Krim-Weißzahnspezies untersucht hatte, fälschlicherweise *Crocidura suaveolens* zu *Suncus etruscus* zählte, wobei unklar bliebe, ob alle von BLASIUS untersuchten Tiere zu *C. suaveolens* gehörten oder ob BLASIUS neben *C. suaveolens* tatsächlich auch *Suncus etruscus* vorgelegen habe. In reichhaltigem Krim-Material konnte OGNEW nur Gartenspezies, nie aber *Suncus* finden, er hält jedoch das Vorkommen der Wimperspitzmaus an der S-Küste der Krim für durchaus möglich. Interessanterweise enthalten die einzigen aufgefundenen Maßangaben für *C. suaveolens* der Krim (FLEROW, 1929) wiederum einen merkwürdigen Widerspruch. Es ist, als wären dem Autor „Mischpräparate“ vorgelegen. Die Körpermaße (KR 39,6–40,1; Schw 24,8–25,0; HF 7,8–8,2) fügen sich genau an die Variationsbreite von *Suncus etruscus* ein, während die Schädelmaße (CB 17,8–18,8; SB 9,1–9,9; OZR 9,2–9,7) noch (ohne Überschneidung der Variationsbreiten) über jener ukrainischer *C. suaveolens* liegen (ABELENZEW, PIDOPLITSCHKO u. POPOW, 1956). Eine Aufklärung dieses Widerspruchs steht noch aus, denn die spärlichen neueren Quellen über die Säugetierfauna der Krim (DAHL, 1958) und allgemein der südlichen Ukraine (MIGULIN, 1938; PIDOPLITSCHKO, 1963; SOKUR, 1963; ABELENZEW, PIDOPLITSCHKO u. POPOW, 1956) enthalten keine rezenten Nachweise von *Suncus etruscus*, erwähnt wird lediglich ein Fund aus spätpliozänen Ablagerungen bei Gornostajewska im Chersoner Gebiet (ABELENZEW, PIDOPLITSCHKO u. POPOW, 1956).

Abschließend soll noch kurz der neueste Stand unserer Kenntnis der Verbreitung der Wimperspitzmaus im transsaharischen Äthiopischen Afrika besprochen werden.

Obwohl sich bezüglich des von MORRISON-SCOTT (1946) bekanntgegebenen Nachweises aus Sherifuri (N-Nigeria) eine Korrektur als nötig erwies, bleibt doch die tiergeographische Situation unverändert. PETTER u. CHIPPAUX (1962) stellten anlässlich einer Bearbeitung kleiner afrikanischer *Suncus fest*, daß sich das Belegstück aus Sherifuri nicht bei *S. etruscus* einordnen läßt, sondern eher dem S- und E-afrikanischen (aber *S. etruscus* sehr nahestehenden) *S. infinitesimus* zugerechnet werden muß. Sie bestätigen dagegen die Bestimmung des von HEIM DE BALSAC u. LAMOTTE (1957) bekannt gemachten Exemplares von Gouecké (Republik Guinea) als *Suncus etruscus*.

Meinen Mitarbeitern in Izmir, den Herren ABIDIN BUDAK, Izmir, K. SPITZENBERGER und E. J. WEISS, beide Wien, danke ich herzlich für ihre Hilfe bei der Feldarbeit. Den Kreta-Beleg fand Dr. BAUER, Wien, bei der Bestimmung der kleinen Gewöllaufsammlung und die zu Rate gezogene russische Literatur entstammt seiner Bibliothek.

### Zusammenfassung

Erstnachweise von *Suncus etruscus* werden für Kreta und Kleinasien mitgeteilt. Die transkaukasisch-turkestanischen und arabischen Vorkommen — als mögliches Bindeglied zwischen den mediterranen und SE-asiatischen Arealteilen — werden eingehend behandelt. Die Verbreitung der Art im Äthiopischen Afrika wird kurz besprochen.

### Summary

#### *First Records of the Etruscan Shrew for the Island of Crete and Asia Minor*

First records of the Etruscan Shrew (*Suncus etruscus*) for the Island of Crete and Asia Minor are given. The occurrence of this shrew in the Near East and in Central Asia are discussed as a possible link between the better known Mediterranean and SE-Asiatic areas of distribution. The distribution of *Suncus etruscus* in Ethiopic Africa is mentioned shortly.

### Literatur

- ABELENZEW, W. I., PIDOPLITSCHKO, I. G., u. POPOW, B. M. (1956): Fauna Ukraini, Tom 1, Insektenfresser und Fledermäuse. Kiew, 466 pp. (ukrainisch).
- AFANASEW, A. W. (1960): Zoogeografija Kasachstana. Ak. Nauk Kasachskoi SSR, Alma-Ata, 259 pp. (russ.)
- DAHL, S. K. (1954): Schiwotnyi mir Armjanskoi SSR. Ak. Nauk Armjansk. SSR, Erewan, 415 pp. (russ.)
- (1958): Mammalia der Krim, pp. 42—56 in: AKRAMOWSKII et al: Schiwotnyi mir SSSR. Bd. 5, Moskau und Leningrad, 655 pp. (russ.)
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758—1946, London, 810 pp.
- FLEROW, K. K. (1929): O faune mlekopitajuschtschich Karaganda (Krim). Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. URSS 30, 371—404 (russ.).
- GUREJEW, A. A. (1963): Insectivora, pp. 54—122 in I. L. SOKOLOW et al.: Mlekopitajuschtschije fauny SSSR. Tom 1, Moskau und Leningrad, 639 pp. (russ.).
- HARRISON, D. L. (1964): The Mammals of Arabia. Vol. I. London, 190 pp.
- HATT, R. T. (1959): The Mammals of Iraq. Misc. Publ. Univ. Michigan, No. 106, 113 pp.
- HEIM DE BALSAC, H., u. LAMOTTE, M. (1957): Evolution et Phylogénie des Soricidés africains. Mammalia 21, 15—49.
- HEPTNER, W. G. (1926): Kratkii opredelitel mlekopitajuschtschich Dagestana. Isd. Dagest. Naütschn. Inst. Machatsch-Kala, 58 pp. (russ.).
- KAHMANN, H., u. ALTNER, H. (1956): Die Wimperspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. Säugetierkd. Mitt. 4, 72—81.
- KUSJAKIN, A. P. (1965): Insectivora, pp. 36—78 in: N. A. BOBRINSKII, B. A. KUSNEZOW und A. P. KUSJAKIN: Opredelitel mlekopitajuschtschich SSSR. Moskau, 381 pp. (russ.).
- V. LAAR, V., u. DAAN, S. (1967): The Etruscan Shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) found on Samos, Greece. Z. Säugetierkunde 32, 174—175.
- LAY, D. M. (1967): A Study of the Mammals of Iran. Fieldiana: Zool. 54, 3—282.
- MIGULIN, O. O. (1938): Swiri URSR. Wid. Ak. Nauk URSR, Kiew, 422 pp. (ukr. mit engl. Züs.).
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, XV + 1019 pp.



- MISONNE, X. (1959): Analyse Zoogéographique des Mammifères de l'Iran. Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Sér. 2, 59, 1—157.
- MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1946): *Suncus etruscus* (Savi) in Afrika. Mammalia 10, 145.
- NIETHAMMER, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. Bonn. Zool. Beitr. 7, 249—295.
- (1962): Die (bisher unbekannte) Schwanzdrüse der Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Hermann, 1780). Z. Säugetierkunde 27, 228—234.
- OGNEW, S. I. (1928): Sweri wostotschn. Evropy i sewern. Asii. 1. Moskau und Leningrad, 627 pp.
- OGNEW, S. I., u. HEPTNER, W. G. (1928): Einige Mitteilungen über die Säugetiere des mittleren Kopet-Dag und der anliegenden Ebene (Russisch-Turkestan). Zool. Anz. 75, 258—266.
- PETROW, B. (1965): On winter feeding of the owl *Asia otus* L. and a finding of *Suncus etruscus* Savi in premountains of the West Tien-Shan. Zool. Journ. 44, 1579—1581. (russ. mit engl. Zuf.).
- PETTER, P., u. CHIPPAUX, A. (1962): Description d'une Musaraigne Pygmée d'Afrique équatoriale *Suncus infinitesimus ubanguensis* subsp. nov. Mammalia 26, 512—516.
- PIDOPLITSCHKO, I. G. (1963): Materiali do wiwtschenija fauni dribnich ssawziw pogadkowim metodom. Sbyrnik praz. zool. Mus. Kiew, No. 32, 3—28. (ukrain. mit russ. Zuf.).
- PIEPER, H. (1966): Über einige bemerkenswerte Kleinsäuger-Funde auf den Inseln Rhodos und Kos. Acta biol. hellenica 1, 21—28.
- SOKUR, I. T. (1963): Nowi materialy do pisanannya fauni dribnich ssawziw Ukraini. Sbyrnik praz. zool. Mus. Kiew, No. 32, 29—47. (ukrain. mit russ. Zuf.).
- TSCHUGUNOW, J. D. (1965): Insectivora, pp. 21—54 in: A. N. FORMOSOW et al: Mlekopitajuschtschije SSSR. Moskau, 437 pp. (russ.).
- WERESCHTSCHAGIN, N. K. (1959): Mlekopitajuschtschije Kawkasa. Ak. Nauk. SSR. Moskau und Leningrad, 703 pp. (russ.).
- WETTSTEIN, O. (1941): Die Säugetierwelt der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. Ann. Naturhist. Mus. Wien 52, 245—278.
- WINOGRADOW, B. S. (1958): O strojenii naruschnich genitalii u semlorojek — bjelosubok (rod *Crocidura*, Insectivora, Mammalia) kak diagnostitscheskom prisnake. Zool. Journal 37, 1236—1243. (russ. mit engl. Zuf.).
- WINOGRADOW, B. S., PAWLOWSKI, E. N. u. FLEROW, K. K. (1935): Sweri Tadschikistana, ich schisn i snatschenije dla tschelowjeka. Ak. Nauk SSSR, Moskau u. Leningrad, 276 pp. (russ.).
- WITTE, G. (1964): Zur Systematik der Insektenfresser des Monte Gargano-Gebietes (Italien). Bonn. Zool. Beitr. 15, 1—35.
- ZIMMERMANN, K., WETTSTEIN, O., SIEWERT, H., u. POHLE, H.: Die Wildsäuger von Kreta. Z. Säugetierkunde 17, 1—72.

Anschrift der Verfasserin: Dr. F. SPITZENBERGER, Naturhistorisches Museum, A-1014 Wien, Burgring 7

## Kennzeichen und Verbreitung von *Myotis brandtii* (Eversman, 1845)

VON ANTON GAUCKLER und MANFRED KRAUS<sup>1</sup>

Aus dem Tiergarten der Stadt Nürnberg

Eingang des Ms. 18. 10. 1969

Trotz zahlreicher neuerer Untersuchungen sind wir über Systematik, Verbreitung und Ökologie selbst häufiger westpalaarktischer Fledermausarten immer noch unzureichend informiert. Hierzu zählt auch die Bartfledermaus *Myotis mystacinus* (Kuhl,

<sup>1</sup> Herrn Dr. W. ISSEL (Augsburg) haben wir für Überlassen von Sammlungsmaterial herzlich zu danken, Frau H.-I. KRAUS und den Herren E. BAUER und Prof. Dr. D. MATTHES für das Anfertigen von Zeichnungen, Photos und Vergrößerungen.

1819), eine Art mit ausgedehntem palaearktischen Verbreitungsareal, die zu hoher individueller und geographischer Variabilität neigt. Nachdem erst vor wenigen Jahren (1960) BAUER die Wiederentdeckung der Grauen Langohrfledermaus (*Plecotus austriacus*) gelang, deren Status lange Zeit verkannt worden war, soll hier über *M. brandti*, eine Zwillingform von *M. mystacinus* berichtet werden, die sympatrisch mit letzterer in einigen Gebieten Mittel- und Osteuropas lebt.

Anlässlich der seit 1957 durchgeführten Bestandsaufnahmen und Untersuchungen an in Höhlen und Stollen Nordbayerns überwinterten Chiropteren, wurden immer wieder Bartfledermäuse angetroffen, deren Ohren und Flughäute auffallend hellbraun gefärbt und transparent waren. Häufig fanden sich darunter sehr große Tiere, deren Einordnung bei *mystacinus* Schwierigkeiten bereitete.

Die Veröffentlichungen von TOPÁL (1958) und HANÁK (1965) gingen erstmals auf das Vorkommen der größeren osteuropäischen Subspecies *brandti* in Ungarn (Karpaten) und der ČSSR (Slowakei) ein. Ihr Baculum unterscheidet sich in Form und Größe so erheblich von dem der Nominatform, daß beide Autoren eine artliche Trennung für möglich hielten. Da alle Funde in die kalte Jahreszeit fielen, nahmen sie jedoch an, es handle sich um saisonale Zuwanderer aus Osteuropa.

Mittlerweile wurde von Verf. im südlichen Oberfranken eine Wochenstube von bis zu 14 weiblichen Bartfledermäusen über mehrere Jahre beobachtet, deren alte Weibchen deutlich hellbraune Ohren und Schnauzen, gelbbraune Rückenfärbung und große Ulna-Maße besaßen. In den gleichen Jahren wurden in einem Nachbardorf normalfarbige und -mäßige Bartfledermäuse aufgefunden. Das Baculum eines dort gesammelten ♂ entspricht der für die Nominatform beschriebenen Gestalt und Größe.

Das sympatrische Auftreten von Bartfledermäusen mit *mystacinus*- und *brandti*-Merkmalen zur Fortpflanzungszeit bestätigte den Verdacht, es müsse sich um zwei Arten handeln; schon ein regelmäßiges Einfliegen von *M. brandti* aus Osteuropa in nordbayerische Winterquartiere erschien unwahrscheinlich.

### Zur Nomenklatur

Als deutschen Namen schlagen wir Kleine und Große Bartfledermaus vor, analog den heimischen Abendseglern und Hufeisennasen. Als wissenschaftliche Namen haben wir für die kleine, dunklere Art *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819) mit Terra typica Hessen und für die große helle Spezies *Myotis brandti* (Eversman, 1845) mit Terra typica Sakmarafluß in den Vorbergen des Urals beibehalten. Unter Umständen müssen noch andere Benennungen, die eindeutig auf eine der beiden Arten passen, zur Namensgebung herangezogen werden. Z. B. ist die von KOCH 1863 beschriebene *Variatio aureus* eindeutig allein auf *Myotis brandti* zu beziehen und synonym zu dieser.

### Methode und Material

Die Bacula von Bartfledermäusen aus bayerischen Winterquartieren wurden präpariert und die zugehörigen Schädel und Bälge den beiden Arten zugeordnet. Auf diese Weise konnten Unterschiede an Schädeln und Bälgen herausgearbeitet werden. Schließlich wurde auch das früher gesammelte und das entliehene Material, vor allem aber alle Weibchen, nach Zahnmerkmalen bestimmt und einer der beiden Arten zugeteilt.

Von den uns vorliegenden 77 Exemplaren sind nur 2 Stücke nicht einzugliedern; in einem Fall dürfte ein fremdes Baculum dem Balg mit Schädel, im zweiten Fall ein fremder Schädel dem Balg zugeordnet worden sein. Beide Exemplare wurden bei der weiteren Untersuchung nicht mehr berücksichtigt.

Unser eigenes Material stammt aus Süddeutschland. Der Kollektion Dr. ISSEL (Augsburg) verdanken wir 13 Exemplare, darunter 4 Bälge mit Schädeln aus Nordspanien.

Zur Bearbeitung lagen vor von:

*Myotis mystacinus*

♂♂: 11 Bälge mit Schädeln und Bacula; 10 Bälge mit Schädeln, 2 Schädel, 1 Schädel mit Baculum.

♀♀: 14 Bälge mit Schädeln.

Ohne Geschlechtsangabe: 2 Schädel. Zusammen 40 Exemplare.

*Myotis brandti*

♂♂: 15 Bälge mit Schädeln und Bacula; 6 Bälge mit Schädeln, 1 Balg mit Baculum.

♀♀: 12 Bälge mit Schädeln; 2 Schädel.

Ohne Geschlechtsangabe: 1 Schädel. Zusammen 37 Exemplare.

## Meßtechnik

Zur Unterteilung der Gesamtlänge in Kopf-Rumpf- und Schwanzlänge wurde der Gelenkspalt zwischen letztem Kreuzbein- und erstem Schwanzwirbel benutzt, der sich durch Abwinkeln des Schwanzes gegen das Os sacrum auffinden läßt. Die Messung der Unterarmlänge erfolgte vom Olecranon bis zum Gelenkspalt mit dem Carpus. Für die Tabellen wurden nur die von uns selbst am frischtoten Tier oder Skelettschädel genommenen Daten benutzt. Die Bälge unserer Kollektion sind höchstens 11 Jahre alt, die aus der Kollektion Dr. Issels entliehenen höchstens 20 Jahre.

## Penis und Baculum

*Myotis mystacinus*: Der Penis ist dünn, zierlich und von der Wurzel bis zur Spitze gleichmäßig schlank (s. Abb. 1).  $\phi = 0,9 - 1,5$  mm. Das Baculum ist klein (s. Tabelle 1), schuppenförmig, am apikalen Pol abgerundet, am proximalen hingegen etwas zugespitzt (s. Abb. 6 u. 7). Unter den 11 untersuchten Bacula aus Nordbayern zeigen sich in der Gestalt nur geringe individuelle Unterschiede. Unsere Befunde decken sich mit den Beschreibungen und Abbildungen bei HANÁK und TOPÁL.

*Myotis brandti*: Der Penis ist an der Spitze keulenförmig verdickt (s. Abb. 2).  $\phi = 1,7 - 2,2$  mm. Das Baculum ist groß (s. Tabelle 1) und in der Längsrichtung (ventral konkav) gekrümmt; median verläuft eine dorsal aufgewölbte Leiste von verschieden starker Ausprägung. Der apikale Pol ist abgerundet; am proximalen Pol ist das Baculum gekerbt und läuft in zwei kurze Schenkel aus (s. Abb. 3-5). Mit den Abbildungen bei HANÁK und TOPÁL (3 untersucht) besteht Übereinstimmung. 3 (18,75%) unserer 16 präparierten *brandti*-Bacula lassen nur andeutungsweise die proximale Einkerbung erkennen. Die Artbestimmung ist jedoch durch die Größe der Bacula, Zahnmerkmale, Penisform und Färbung gesichert.

Aus der Übersicht geht deutlich hervor, daß beide Arten in den Meßwerten sich nicht überschneiden. Die Baculummaße sind



Abb. 1 (links). Penis von *Myotis mystacinus* ( $\phi$  natürl. Gr. = 1,2 mm) — Abb. 2 (rechts). Penis von *Myotis brandti* ( $\phi$  natürl. Gr. = 2,0 mm)

Tabelle 1

Maße der Bacula von *M. brandti* und *M. mystacinus* in mm

	<i>M. brandti</i> ; n = 17		<i>M. mystacinus</i> ; n = 8	
	Breite	Länge	Breite	Länge
Max.	0,56	1,01	0,32	0,61
Min.	0,36	0,73	0,23	0,43
Mittel	0,44	0,88	0,27	0,52

arttypisch und zur Differenzierung von Sammlungsmaterial hervorragend geeignet. Die Bacula liegen bei beiden Arten in der Penis Spitze. Die Photos lassen den Artcharakter der Bacula sowie die individuellen Abweichungen in Form und Größe gut erkennen.

### Schädel und Zähne

*Myotis (Selysius) mystacinus* unterscheidet sich von *Myotis (Leuconoe) daubentoni* u. a. durch das Fehlen des Protoconulus am Vorderrand der Kauflächen der oberen Molaren

$m^1$ ,  $m^2$  und  $m^3$ . *M. brandti* ähnelt darin — wie auch in der Fellfarbe, Ohrenfärbung und Körpergröße — *M. daubentoni*. Der an allen oberen Molaren mehr oder weniger deutlich sichtbare Protoconulus erreicht allerdings nicht die Größe und Auffälligkeit wie bei der Wasserfledermaus. Den Protoconulus erkennt der Untersucher am besten, indem er die Kaufläche der oberen Backenzahnreihe unter einem Winkel von  $45^\circ$  von hinten unter dem Binokular bei 30facher Vergrößerung betrachtet.

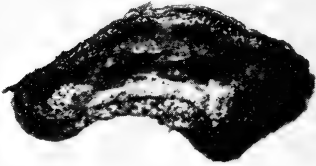


Abb. 3. Seitenansicht eines Baculums von *M. brandti*; natürl. L. = 0,57 mm (Nr. 4/66, Böhmerwald 12. 2. 1966, Zwischenkleid)

Auch an der relativen Größe der Prämolaren ließen sich artliche Unterschiede erkennen, wie Tab. 2 zeigt.

### *Myotis mystacinus*

Der Protoconulus am Vorderrand der Kaufläche der oberen Molaren fehlt, bzw. ist nur ausnahmsweise angedeutet (s. Tab. 2). Die Spitze des ersten oberen Prämolaren überragt deutlich die des  $p^2$ ; dessen Spitze ist wiederum länger als der mesiolingual liegende Höcker des Zingulum am  $p^3$ . Dieser Zingulumshöcker ist in der Regel stumpf und niedrig; in einigen Fällen ist er jedoch spitz und hoch und seine Gestalt gleicht der Krone des  $p^2$ ; nie ist er jedoch höher als der  $p^2$  (s. Tab. 2).

Bei einem Schädel unter 35 süddeutschen Vergleichsstücken fehlen beide  $p^2$ , in einem anderen Fall sind  $p^1$  und  $p^2$  verwachsen. Im Unterkiefer ist der 2. Prämolare immer wesentlich kürzer und kleiner als der erste (halb so groß und kleiner). In einigen Fällen ist der  $p_2$  aus der Zahnreihe nach innen (lingual) gedrängt. Unterschiede in der Stirnsilhouette bei Betrachtung von der Seite — flacher Anstieg der Stirnlinie bei großen, steiler bei kleinen Schädeln — kommen bei beiden Arten vor und sind offenbar größenkorreliert.

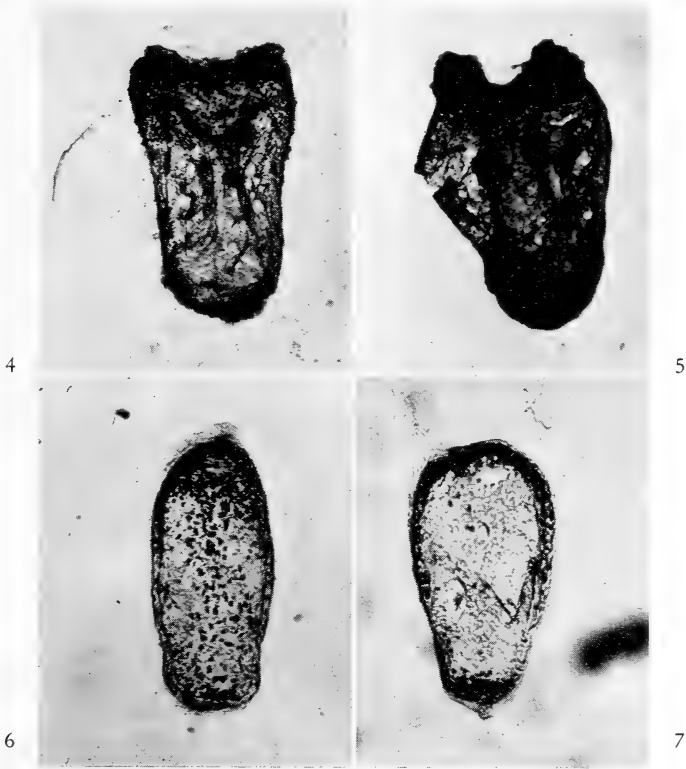


Abb. 4. Aufsicht eines Baculums von *M. brandti*; natürl. Gr. =  $0,57 \text{ mm} \times 0,34 \text{ mm}$  (Nr. 2/68, Böhmerwald 6. 1. 1968, Jugendkleid) — Abb. 5. Aufsicht eines Baculums von *M. brandti*; natürl. Gr. =  $0,60 \times 0,34 \text{ mm}$  (Nr. 4/67, Fränkische Alb 19. 2. 67, Zwischenkleid) — Abb. 6. Aufsicht eines Baculums von *M. mystacinus*; natürl. Gr. =  $0,34 \times 0,16 \text{ mm}$  (Nr. 67/12, Rednitzbecken 24. 6. 67, Alterskleid) — Abb. 7. Aufsicht eines Baculums von *M. mystacinus*; natürl. Gr. =  $0,33 \times 0,19 \text{ mm}$  (Nr. 12/67, Böhmerwald 5. 3. 67, Jugendkleid)

### *Myotis brandti*

Ein Protoconulus ist an allen oberen Molaren vorhanden und nur bei stark abgekauten Zähnen undeutlich oder nicht mehr erkennbar (Tab. 2).

Der  $p^1$  überragt den  $p^2$  weniger stark als bei *mystacinus*; der Zingulumshöcker am  $p^3$  ist in der Regel lang und spitz wie der  $p^2$  gestaltet, dessen Spitze gewöhnlich gleich hoch oder sogar niedriger als die des Zingulumshöcker ist.

Im Unterkiefer ist der  $p_2$  meist mindestens  $3/4$  so lang wie der  $p_1$ , jedoch stets schlanker. Nur in wenigen Fällen ist er halb so lang wie der  $p_1$  und gleicht dann dem Befund bei *mystacinus*. Der  $p_2$  ist viel seltener aus der Zahnreihe lingual gedrängt (Tab. 2).

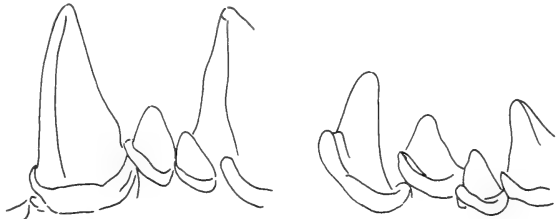


Abb. 8 (links). Caninus und Prämolaren des Oberkiefers von *M. mystacinus*, linguale Ansicht; man beachte das Größenverhältnis von  $p^1$  und  $p^2$  sowie die Höhe des Zingulums am  $p^3$  (Nr. 6/67, 25. 2. 67 Fränkische Alb) — Abb. 9 (rechts). Die Zahnverhältnisse am Unterkiefer beim gleichen Tier

## Färbung des Felles, der Ohren und der Flughäute

Da beide Arten Jugend- und Alterskleider, *Myotis brandti* außerdem noch ein Zwischenkleid besitzen, entsteht bei Beschreibung der Färbung — solange man die zwei Arten nicht unterscheidet — ein verwirrendes Bild.

Die meisten Autoren von Bestimmungsbüchern und taxonomischen Untersuchungen wiesen nur darauf hin, daß die Bartfledermaus sehr unterschiedlich gefärbt sei oder sie übergingen das Thema ganz. Jedoch unterschied schon KOCH (1863) drei Färbungsvarietäten, deren taxonomische Bedeutung ihm allerdings unklar blieb. Seine Variation *nigricans* beschreibt das Jugendkleid beider Ar-



Abb. 10 (links). Caninus und Prämolaren des Oberkiefers von *M. brandti*, linguale Ansicht; man beachte das Größenverhältnis von  $p^1$  und  $p^2$  sowie die Höhe des Zingulums am  $p^3$  (Nr. 4/67, 19. 2. 67 Fränkische Alb) — Abb. 11 (rechts). Die Zahnverhältnisse am Unterkiefer beim gleichen Tier

Tabelle 2

Die Zahnverhältnisse bei *Myotis mystacinus* und *M. brandti*

	Protoconulus	<i>brandti</i> n = 35	<i>mystacinus</i> n = 35
m <sup>1</sup>	fehlt	2	33
	angedeutet	—	1
	vorhanden	33	1
m <sup>2</sup>	fehlt	1	33
	angedeutet	1	2
	vorhanden	33	—
m <sup>3</sup>	fehlt	—	24
	angedeutet	1	9
	vorhanden	34	2
Zingulumhöcker	lang	31	—
	mittellang	4	4
	flach	—	31
Zingulumhöcker am p <sup>3</sup>	> p <sup>2</sup>	8	—
	= p <sup>2</sup>	23	12
	< p <sup>2</sup>	3	22
	p <sup>2</sup> fehlt	—	1
	p <sup>1</sup> und p <sup>2</sup> zusammengewachsen	—	1
	p <sub>1</sub> ≥ p <sub>2</sub> (4/5 und größer)	16	—
	p <sub>1</sub> > p <sub>2</sub> (2/3—3/4)	14	—
	p <sub>1</sub> >> p <sub>2</sub> (1/2)	3	24
	p <sub>1</sub> >>> p <sub>2</sub> (unter 1/2)	—	11
	p <sub>2</sub> > n. innen gerückt	1	7

ten; wir konnten an diesem Kleid bisher keine Artunterschiede feststellen. *V. rufofuscus* entspricht dem Alterskleid von *mystacinus* und dem kaum davon zu unterscheidenden Zwischenkleid von *brandti*; *V. aureus* schließlich dem Alterskleid von *brandti*.

Für die folgende Beschreibung haben wir unsere Bälge nach den Merkmalen der präparierten Bacula und Schädel den beiden Arten zugeteilt. Eine genaue Gliederung der Altersklassen nach dem Grad der Zahnbenutzung gelang nicht. Die Alterskleider beider Arten konnten wir fixieren durch Vergleich der Bälge mit markierten lebenden, nach 10 Jahren wiedergefundenen Tieren (bei *mystacinus*) oder durch die auffällig starke Zahnabnutzung, die Zugehörigkeit zu Wochenstuben und die großen Zitzen der Weibchen (bei *brandti*). Träger des Jugendkleides hatten stets wenig oder nicht abgenutzte Zähne. Bei vielen Sammlungsstücken ist jedoch die Einordnung in bestimmte Altersklassen auf Grund der Zahnabnutzung nicht möglich. Das Alter der *brandti*-Exemplare, die das sogenannte Zwischenkleid tragen, ist nicht sicher bekannt. Nach Wiederfinden beringter Tiere können sie jedoch mindestens 4 Jahre alt sein. Alte Fledermäuse mit stark abgekauten Zähnen fanden sich nicht darunter.

### *Myotis mystacinus*

#### a. Jugendkleid

Die Haare am Fell der Oberseite zeigen schmale graubraune Spitzen; die schwarze Haarbasis ist sichtbar, so daß ein dunkler Gesamteindruck entsteht. Das Fell der Unterseite ist hellgrau. Die Flughäute und Ohren sind schwarz.

#### b. Alterskleid

Die Haare sind länger und stehen dichter als beim Jugendkleid. Das Fell der Oberseite besteht aus Haaren mit breiten nußbraunen Spitzen. Die dunklen Haarbasen sind kaum sichtbar, so daß ein brauner Gesamteindruck entsteht. Die Haarspitzen zeigen meist einen leicht metallischen Glanz. Unterseite hellgrau gefärbt. Die Ohren und Flughäute haben schwarzbraune Färbung. Sie kontrastieren auffällig mit der Oberseite. Sehr alte Kleine Bartfledermäuse — z. B. ein mindestens 12jähriges ♂ MKB Z 5694 — haben etwas hellere Ohren (dunkelbraun).

### *Myotis brandti*

#### a. Jugendkleid

Wie bei *M. mystacinus*. Ohren und Flughäute sind etwas heller.

#### b. Zwischenkleid

Zahlreiche Stücke lassen sich nach Fell-, Ohren- und Flughautfärbung kaum oder überhaupt nicht vom Alterskleid der Kleinen Bartfledermaus unterscheiden.

Fell dicht und langhaarig. Auf der Oberseite fehlt die nußbraune Tönung; der metallische Glanz ist jedoch deutlicher. Unterseite hellgrau, häufig mit einem Stich ins Gelbliche. Ohren und Flughäute etwas heller und durchscheinender als bei *mystacinus* gefärbt.

#### c. Alterskleid

Fell dicht und langhaarig. Die Haare der Oberseite haben hell- bis gelbbraune Spitzen. Häufig tragen sie einen goldenen Schimmer. Die dunkelgraue Haarbasis ist selten sichtbar. Unterseitenfärbung trüb hellgrau mit gelblicher Tönung. Die Ohren und Flughäute

präsentieren sich durchscheinend hellbraun (ähnlich wie bei *M. daubentoni*) und kontrastieren nicht mit dem ebenfalls hellen Farbton der Oberseite.

Dieses Kleid trugen z. B. alle adulten Weibchen der Wochenstube in Oberfranken. Alle so charakterisierten Stücke hatten deutlich abgenutzte Zähne, die ♀♀ außerdem große Brusttitzen.

### Weitere Körpermerkmale

Die Daumen und Hinterfüße sind bei *M. mystacinus* — auch unter Berücksichtigung der Größenkorrelationen — kleiner und zierlicher als bei *M. brandti*. Die Unterschiede sind jedoch so geringfügig, daß sie sich zur Bestimmung wenig eignen. Gleiches gilt für die Form der Ohrmuschel und des Tragus.

### Maße und Gewichte

*Myotis brandti* ist in allen Abmessungen die größere Ausgabe von *mystacinus*. Alle Maße beider Arten überschneiden sich erheblich. Unsere Serie ist für eine Gliederung in Altersklassen und für eine Sonderung in Sommer- und Wintertiere zu klein. Eine solche Einteilung ergäbe wahrscheinlich eine deutlichere Abgrenzung hinsichtlich der Maße und Gewichte. Diese Fragen werden z. Z. an markierten freilebenden Großen und Kleinen Bartfledermäusen untersucht. Wie die Tabellen 3 und 4 zeigen, stimmen die Werte unserer Kollektion gut mit den Angaben HANÁKS überein.

Tabelle 3

Maße und Gewichte von *Myotis mystacinus* aus Süddeutschland

Merkmal	S	min.	max.	M	n
CB	♂	12,5	13,4	12,9	23
	♀	12,5	13,1	12,9	9
	♂ + ♀	12,5	13,4	12,9	32
Jb	♂	7,5	8,6	8,3	18
	♀	7,7	8,4	8,0	8
	♂ + ♀	7,5	8,6	8,1	26
KR	♂	38,0	47,0	42,3	14
	♀	39,0	45,5	42,1	7
	♂ + ♀	38,0	47,0	42,2	21
UA	♂	32,1	35,0	33,2	17
	♀	31,6	34,0	33,1	7
	♂ + ♀	31,6	35,0	33,2	24
Gew.	♂	3,8	6,6	5,0	14
	♀	3,1	5,7	4,7	7
	♂ + ♀	3,1	6,6	4,9	21

CB = Condylbasallänge, Jb = Jochbogenbreite, UA = Unterarmlänge, KR = Kopf-Rumpflänge, Gew. = Gewicht. Maße in mm, Gew. in g.



Tabelle 4

Maße und Gewichte von *Myotis brandti* aus Süddeutschland

Merkmal	S	min.	max.	M	n
CB	♂ <sup>+O<sub>3</sub></sup> + ♀	13,0	14,0	13,5	22
		13,1	14,0	13,5	13
		13,0	14,0	13,5	35
Jb	♂ <sup>+O<sub>3</sub></sup> + ♀	8,3	9,0	8,5	18
		8,1	9,0	8,6	13
		8,1	9,0	8,6	31
KR	♂ <sup>+O<sub>3</sub></sup> + ♀	42,0	47,0	44,6	21
		42,0	50,5	45,9	12
		42,0	50,5	45,1	33
UA	♂ <sup>+O<sub>3</sub></sup> + ♀	31,9	37,5	34,3	22
		33,1	36,3	34,1	12
		31,9	37,5	34,1	34
Gew.	♂ <sup>+O<sub>3</sub></sup> + ♀	4,3	8,3	5,6	19
		4,9	6,3	5,7	12
		4,3	8,3	5,6	31

## Verbreitung und Ökologie

An Hand der Literatur ließe sich z. Z. nur ein lückenhaftes Verbreitungsbild entwerfen. Auf eine eingehende Darstellung wird hier daher verzichtet.

Neben Sammlungs- und Beobachtungsmaterial aus Nordbayern konnten wir in unsere Untersuchungen auch einzelne Stücke aus Württemberg, Baden, Spanien und Griechenland einbeziehen. Über die mediterranen Bartfledermäuse wird gesondert berichtet. Beobachtungen in Nordbayern ließen bisher ökologische Unterschiede zwischen der Kleinen und Großen Bartfledermaus nicht erkennen. Im Sommer- und Winterquartier besiedeln beide die gleichen Habitate.

## Winterfunde

In Bergwerksstollen des Böhmerwaldes (Arbergebiet) wurden gleichzeitig bis 21 Bartfledermäuse angetroffen. Unter 34 männlichen Tieren wurden an Hand der Penisform (und anderer Körpermerkmale) 17 als *brandti* und 17 als *mystacinus* determiniert (je 50%). Die Einzeltiere beider Arten hielten sich in den gleichen feuchten Urgesteinstollen auf und saßen meist in Bohrlöchern, einzelne auch frei an der Wand. Die Lufttemperatur schwankte zwischen + 1,5 und 3,3°C. Die meisten Bartfledermäuse schliefen allein. Nur ausnahmsweise barg ein Bohrloch bis 5 Tiere (einmal). In den Karsthöhlen der Frankenalb (meist Dolomit, selten Werkkalk) überwintern regelmäßig Bartfledermäuse. Meist trifft man auf Einzeltiere; nur in wenigen Höhlen auf bis 5 Individuen. Am häufigsten und regelmäßigsten hibernieren Bartfledermäuse in den Höhlen der Pegnitzalb. Hier fanden wir in einer großen Tropfsteinhöhle oft mehr als 10 Tiere, maximal 17. Seitdem wir beide Arten unterscheiden, wurde *mystacinus* in 7 Höhlen und

Tabelle 5

Vergleich der Maße und Gewichte von *Myotis mystacinus* und *M. brandti* aus Süddeutschland mit Werten aus der CSSR und Rußland (Hanak)

Herkunft	CB			Jb			KR			UA			Gew							
	n	min.	max.	m	n	min.	max.	m	n	min.	max.	m	n	min.	max.	m				
<i>Myotis mystacinus</i>																				
Mittelsowakei	23	12,1	13,4	12,9	23	7,9	8,5	8,1	25	38,0	45,0	41,7	26	32,0	35,4	34,0	8	3,5	5,5	5,4
Süddeutschland	32	12,5	13,4	12,9	26	7,5	8,6	8,1	21	38,0	47,0	42,2	29	31,6	35,0	33,2	21	3,1	6,6	4,9
<i>Myotis brandti</i>																				
Rußland	15	13,3	14,1	13,7	3	8,0	9,0	8,6					7	34,0	36,0	34,9				
Mittelsowakei	19	13,3	14,2	13,7	15	8,4	9,1	8,7	18	42,0	50,0	45,9	18	33,0	38,0	35,5	9	4,5	6,0	5,1
Süddeutschland	35	13,0	14,0	13,5	31	8,1	9,0	8,6	33	42,0	50,5	45,1	34	31,9	37,5	34,1	31	4,3	8,3	5,6

*brandti* in 6 Höhlen nachgewiesen. Die Fundplätze beider Arten streuen über den ganzen Fränkischen Jura. Von 25 determinierten Männchen gehören 11 der Kleinen und 14 (56%) der Großen Species an. Die Tiere schlafen in der Regel in den unzähligen Ritzen und Löchern des Dolomits; nur einzelne hängen frei an der Höhlenwand. Die Temperatur an den Fundplätzen liegt im Durchschnitt bei + 4 bis 5°C.

Im Rednitzbecken und im Keuperbergland sind uns Winterquartiere bisher nicht bekannt geworden. Eine Kleine Bartfledermaus liegt aus einer Burgruine vom odenwäldischen Mainufer (Buntsandstein) vor. Zwei Angehörige der gleichen Art enthält die Kollektion Dr. ISSEL aus Karsthöhlen der Schwäbischen Alb (Kr. Münsingen).

### Sommerfunde

Aus der oberpfälzischen Senke befindet sich 1 ad. *brandti*-Weibchen in der Kollektion Dr. ISSEL (2. 7. 61 Bodenwöhr/Opf., Fledermauskasten in Föhrenwald).

In der Frankenalb wurden bislang keine Sommerquartiere aufgefunden. Zwischen Jurarand und Steigerwald ist *M. mystacinus* nicht selten. In 6 Dörfern wurden Kleine Bartfledermäuse hinter Fensterläden angetroffen. Je 1 nicht selbständiges Jungtier erhielten wir aus Nürnberg und vom Steigerwald.

Im Oberfränkischen Weihergebiet besteht seit Jahren eine Wochenstube von *M. brandti*, die bis zu 14 adulte Weibchen umfaßt. Die Großen Bartfledermäuse halten sich in der Turmspitze einer Dorfkapelle auf, wo sie je nach Außentemperatur zusammengedrängt in der Turmspitze oder einzeln zwischen den Schindeln zu beobachten sind. Das Dachgebälk wird nur selten aufgesucht. In einem Nachbarort (Entfernung 2 km) kennen wir seit Jahren Kleine Bartfledermäuse.

Aus Württemberg enthält die Kollektion Dr. ISSEL 2 *mystacinus*-Weibchen (Fledermauskasten bei Weingarten). Wie

bereits erwähnt wurde, ist *M. brandti* als *M. mystacinus*, var. *aureus* von KOCH aus dem badischen Breisgau beschrieben worden.

In der ČSSR überwintern hunderte Bartfledermäuse beider Arten in der Eishöhle bei Dobšiná (Mittelslowakei, Waldgebiet der Niederen Tatra). Von 110 dort gesammelten Bartfledermäusen entfielen nur 27 (= 24,5 %) auf *M. mystacinus*, die Mehrzahl auf *M. brandti* (HANÁK). Eine ausführliche Darstellung der Verbreitung der Bartfledermaus im Karpatengebiet einschließlich der Hohen Tatra — unter Einbeziehung der Ergebnisse von HANÁK — bringen MOŠANSKÝ und GAISLER (1965). Die älteren Funde wurden jedoch nicht vergleichend taxonomisch untersucht.

Das Material aus der Hohen Tatra (12 Exemplare) fällt bis auf 2 Winterfunde (wahrscheinlich *M. brandti*) in die Variationsbreite von *M. mystacinus*. Aus Böhmen und Mähren lagen dem gleichen Autor 29 Kleine Bartfledermäuse vor. Ob im europäischen Teil der Sowjetunion *M. brandti* allein vorkommt, ist zweifelhaft. Wahrscheinlich zählen die vermeintlichen europäischen Fundstücke von *Myotis ikonnikovi* (OGNEV, 1912) aus der Karpatenukraine, ebenso wie diejenigen aus Bulgarien und Rumänien in Wirklichkeit zu *M. mystacinus*, während die wohl häufigere *M. brandti* mit *mystacinus* verwechselt wird (s. HANÁK). Aus dem Karpatenbecken beschreibt TOPÁL (1958) die Bacula von 3 Großen und 14 Kleinen Bartfledermäusen.

Aufgabe für die nächste Zeit wird es sein, das sympatrische oder alleinige Vorkommen von *M. mystacinus* und *brandti* in Deutschland und Europa näher zu untersuchen. Es ist zu vermuten, daß die Kleine Bartfledermaus Westeuropa allein, Mitteleuropa und den westlichen Teil Osteuropas jedoch zusammen mit der Großen Bartfledermaus besiedelt und in dessen östlichem Teil ganz von *brandti* abgelöst wird.

Erst wenn die in der Sowjetunion und in Asien beschriebenen Bartfledermäuse gründlich untersucht sind, wird sich eine klare Arten- und Rassengliederung ergeben.

### Zusammenfassung

Das sympatrische Vorkommen von *Myotis m. mystacinus* (Kuhl, 1819) und *M. m. brandti* (Eversman, 1845) in nordbayerischen Winter- und Sommerquartieren beweist die Evidenz zweier Arten. Analog zu anderen deutschen Fledermausnamen wird für *M. mystacinus* Kleine Bartfledermaus, für *M. brandti* Große Bartfledermaus vorgeschlagen. An Untersuchungsmaterial standen 77 Bälge und Schädel beider Arten zur Verfügung. Penis und Baculum beider Arten unterscheiden sich deutlich. *mystacinus*: Penis gleichmäßig dünn ( $\phi = 0,9$  bis  $1,5$  mm); Baculum schuppenförmig, nicht über  $0,32 \times 0,61$  mm groß. *brandti*: Penis keulenförmig verdickt ( $\phi = 1,7$  bis  $2,2$  mm); Baculum nicht unter  $0,36 \times 0,73$  mm groß; am proximalen Pol deutlich eingekerbt, ventral konkav gekrümmt.

Bei *brandti* ist an allen oberen Molaren ein Protoconulus ausgebildet, der nur bei stark abgekauten Zähnen undeutlich oder nicht mehr erkennbar ist. Er fehlt in der Regel bei *mystacinus* oder ist nur ausnahmsweise angedeutet. Auch die Prämolaren lassen artliche Unterschiede erkennen (z. B. Größe der Zingulumshöcker). Mitteilung von Zahnanomalien. Unterschiede in der Schädelform sind nicht signifikant.

Die Jugend- und Alterskleider beider Arten, zudem ein Zwischenkleid von *brandti*, werden beschrieben; sie wurden auf Grund der determinierten Bacula und Zahnmerkmale fixiert. Die dunklen Jugendkleider lassen sich nicht unterscheiden; gut hingegen die Alterskleider. Bei *brandti* Oberseite hell- bis gelbbraun mit goldenem Schimmer; bei *mystacinus* Oberseite nußbraun mit leicht metallischem Glanz.

Flughäute und Ohren adulter *mystacinus* dunkelbraun, ad. *brandti* durchscheinend hellbraun gefärbt; bei Jungtieren beider Arten dunkelbraun bis schwarz.

Die Abmessungen beider Arten überschneiden sich. *mystacinus*: CB = 12,5—13,4 mm; Jb = 7,5—8,6 mm; KR = 38—47 mm; UA = 31,6—35 mm; Gew. = 3,1—6,6 g. *brandti*: CB = 13—14 mm; Jb = 8,1—9 mm; KR = 42—50,5 mm; UA = 31,9—37,5 mm; Gew. = 4,3—8,3 g.

Ökologische Unterschiede in der Wahl der Sommer- und Winterquartiere waren nicht erkennbar. Die Verbreitung beider Arten wird anhand des eigenen Materials und der Untersuchungen HANÁKS nur kurz skizziert. Serien aus dem Böhmerwald und dem Fränkischen Jura wurden zu 50 % und 56 % als *brandti* determiniert. Es wird vermutet, daß *M. mystacinus* Westeuropa allein, Mitteleuropa und das westliche Osteuropa zusammen mit *brandti* besiedelt und von letztgenanntem weiter östlich abgelöst wird.

## Summary

*Characteristics and Distribution of Myotis brandti*

The sympatrical occurrence of *Myotis m. mystacinus* Kuhl, 1819 and *M. m. brandti* (Eversman, 1845) in North-Bavarian Winter and Summer quarters proves the evidence of both species. In analogy with the denomination of other German species of bats it is suggested to refer to *M. mystacinus* as „Kleine Bartfledermaus“ (lesser Whiskered Bat) and to *M. brandti* as „Große Bartfledermaus“ (greater Whiskered Bat). The material available for inspection consisted of 77 numbers each of skins and skulls of both species. Penis and baculum of both species are differing distinctively; *mystacinus*: penis uniformly thin ( $\phi = 0,9-1,5$  mm); baculum imbricate in size not exceeding  $0,32 \times 0,61$  mm; *brandti*: penis claviformly thickened ( $\phi = 1,7-2,2$  mm); baculum not below  $0,36 \times 0,73$  mm in size; distinctly notched in its proximal part, ventrally incurved.

With *brandti*, a protoconulus is formed on all upper molars which only in the case of heavily worn teeth is indistinct or no longer noticeable. With *mystacinus*, as a rule, it is missing or, as an exception, merely indicated. The premolars, too, show specific differences (for instance in the size of the egingulum protuberances). Signs of dental anomalies. Distinctions in the shapes of skulls are not significant.

The juvenile and adult plumages of both species, as well as an intermediate plumage of *brandti*, are described; they were fixed by virtue of the determined bacula and dental characteristics. The dark juvenile plumages cannot be distinguished, however, this is well possible with adult ones. The dorsal of *brandti* is light to yellow-brown with a golden shade; *mystacinus* shows a nut-brown dorsal having a slightly metallic glare. The wing-membranes and ears of adult *mystacinus* are dark-brown, in the case of adult *brandti* the colour is of a transparent yellow-brown; the patagium and ears of both species of young animals are dark-brown to black.

The dimensions of both species are overlapping: *mystacinus*: CB = 12,5—13,4 mm; Jb = 7,5—8,6 mm; KR = 38—47 mm; UA = 31,6—35 mm; weight = 3,1—6,6 Gr. *brandti*: CB = 13—14 mm; Jb = 8,1—9 mm; KR = 42—50,5 mm; UA = 31,9—37,5 mm; weight = 4,3—8,3 Gr.

Ecological differences in the choice of summer and winter quarters could not be traced. The geographical distribution of both species is only outlined in brief by virtue of own documentation and of investigations by HANÁK. Series from the Böhmerwald (Bohemian Forest) and the Fränkischer Jura (Frankonian Jura) were determined to be 50 and 56% *brandti*. It is guessed that *M. mystacinus* is settling in Western Europe exclusively, in Central and the Western part of East Europe conjointly with *brandti*, being replaced by the latter farther to the East.

## Literatur

- HANÁK, V. (1965): Zur Systematik der Bartfledermaus *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 und über das Vorkommen von *Myotis ikonnikovi* Ognev, 1912 in Europa. Acta Soc. Zool. Bohemoslov., Praha 29, 353—367.
- KOCH, C. (1863): Das Wesentliche der Chiropteren etc. Ver. Naturk. Herzogthum Nassau, Wiesbaden, 17/18, 261—593.
- KUHL, H. (1818—1819): Deutsche Fledermäuse. (Neue) Ann. Wetterau. Ges. Naturk. 1, 11—49, 185—225.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. London, 1019 S.
- MOŠANSKÝ, A., u. GÄISLER, J. (1965): Ein Beitrag zur Erforschung der Chiropterenfauna der Hohen Tatra. Bonn. Zool. Beitr. 16, 249—267.
- OGNEV, S. D. (1928): Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Vol. I, Moskva—Leningrad, 487 S. (Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem 1962).
- TOPÁL, G. (1958): Morphological Studies on the os penis of Bats in the Carpathian Basin. Ann. Hist. Nat. Mus. Hung. L (IX), 331—342.

*Anschriß der Verfasser:* Dr. MANFRED KRAUS, 85 Nürnberg, Tiergarten, und ANTON GAUCKLER, 854 Schwabach, Forsthofer Str. 2

## SCHRIFTENSCHAU

MALINOW, M. R.: **Biology of the Howler Monkey** (*Alouatta caraya*). (Die Biologie des Brüllaffen *Alouatta caraya*). Bibliotheca Primatologia, No. 7, S. Karger Verlag, Basel—New York 1968. VIII und 232 S., 1 Farbtafel, 100 Schwarz-Weiß-Bilder und 42 Tab.

Die Brüllaffen sind, wie die Beobachtungen besonders von M. R. MALINOW gezeigt haben, besonders günstige Objekte für die Untersuchung der Atherosklerose sowie anderer cardiovascularer Krankheiten und Störungen. Da die ersten Beobachtungen darüber an gekäfigten Tieren erfolgten, lag es nahe, zu untersuchen, ob auch in natürlichen Populationen von Brüllaffen und in ihrem normalen Verbreitungsgebiet solche oder ähnliche Krankheiten auftreten. Für die in der vorliegenden Monographie enthaltenen Arbeiten wurden als Untersuchungsmaterial insgesamt 335 Brüllaffen verwendet, die zum Teil in ihrem Lebensort in der Nähe von Bella Vista, Corrientes, Argentinien beobachtet wurden. Der Großteil der Tiere wurde jedoch nach dem Abschluß in der Hydrobiologischen Station Bella Vista einer ersten Untersuchung unterzogen und dann für die genauere Bearbeitung nach Beaverton, Ore., Portland, Ore. und East Lansing, Mich. gebracht. Einige Tiere wurden auch in den Primatologischen Zentren von Beaverton und Portland lebend beobachtet. M. R. MALINOW (Beaverton) gibt im ersten Beitrag eine Übersicht über die durchgeführten Arbeiten, die Herkunft der Tiere, eine Beschreibung des Lebensstandorts und schließlich einige Hinweise auf die Klassifikation und Beschreibung der Brüllaffen. Die ersten Berichte über diese größten Affen der Neuen Welt stammen von DE LERY (1578), zwischen 1782 und 1801 beobachtete AZARA „carayas“ in Paraguay, doch stammt die erste wissenschaftliche Beschreibung erst von Humboldt (1811). Allen an der Biologie der Brüllaffen Interessierten sei schon jetzt mitgeteilt, daß eine ausführliche Bibliographie über *Alouatta* in Kürze erscheinen wird (J. JACK). B. LOCKER POPE (Beaverton) gibt im zweiten Artikel „Population Characteristics“ eine Alters- und Geschlechterverteilung in der untersuchten Population. Im allgemeinen besteht ein Verhältnis von 1:1 zwischen ♀ und ♂. Im Vergleich zu *A. palliata* sind die Familien kleiner und enthalten relativ mehr erwachsene Individuen. Die diploide Zahl der Chromosomen beträgt 52, wie J. EGOZCUE und M. VILARASAU DE EGOZCUE (Beaverton) nach Untersuchung von 1 adultem ♀ und zwei jungen Männchen feststellen konnten. Der Vergleich mit *A. semiculus* und *A. villosa* ergibt, daß die Alouattinae als einzige Gattung der Platyrrhini eine interspezifische Chromosomenvariabilität aufweisen. D. R. SWINDLER, T. W. JENKINS und A. W. WEISS jr. (East Lansing, Mich.) untersuchten das fetale Wachstum an Hand eines Materials von 19 Feten mit einer Länge von 84,0 bis 170,5 mm. Bei den jüngsten Feten waren zwischen den Augen und um den Mund kurze unpigmentierte Haare vorhanden, der übrige Körper ist nackt. Das Verhältnis der Fingerlängen ist bei den kleinsten schon so wie bei adulten Tieren III > IV > II > V > I. Im Fuß treten Calcaneus und Talus vor dem Triquetrum und vor dem Hamatum als Ossifikationsherde auf. Mit der Bestimmung von Strontium-90 in den Zähnen und der Feststellung der Relation zum Strontium-90 in der Nahrung konnte bei 29 Individuen von H. L. ROSENTHAL (St. Louis, Mo.) das Lebensalter ermittelt werden. Die Methode gestattete auch die Feststellung, daß die Weibchen in Freiheit mit 5 Jahren, die Männchen aber erst mit 6½ Jahren voll ausgewachsen sind. W. R. STAHL, M. R. MALINOW, C. A. MANRUFFO und B. LOCKER POPE konnten Alters- und Größenbestimmungen bei 298 Individuen vornehmen und statistisch bearbeiten. Die Geschlechtsreife tritt in beiden Geschlechtern ein, wenn die Tiere ungefähr 4 kg schwer werden, was einem Alter von 4 bis 6 Jahren entspricht. Die volle Geschlechtsreife wird zwischen 5 und 8 Jahren erreicht. Die ältesten Tiere waren 12 bis 13 Jahre alt. Das postnatale Wachstum des Skeletts wurde von L. B. LUSTED und R. S. MILLER (Beaverton, Ore.) röntgenologisch untersucht und mit den Befunden beim Menschen verglichen. Auftreten und Verschmelzen der Ossifikationszentren entsprechen dem allgemeinen Muster der Primaten und auch weitgehend jenem des Menschen. Die Anatomie der Brust- und Baueingeweide wurde von D. L. CRAMER (Beaverton, Ore.) bearbeitet, die funktionelle Anatomie der Vordergliedmaßen von R. GRAND (Beaverton, Ore.) Die Haut wurde auf Grund des Materials von 2 adulten ♂ und einem adulten ♀ von H. MACHIDA und L. GIACOMETTI (Beaverton, Ore.) histologisch und histochemisch bearbeitet. Der Hautbau wird mit jener der Wollaffen verglichen und in der Gesamtstruktur zwischen jene der Cercopithecoïden und der Pithecoïden gestellt. Der Kauapparat wird von M. R. ZINGESER (Beaverton, Ore.) beschrieben. C. A. MARUFFO (Beaverton, Ore.) berichtet über die pathologischen Befunde an 292 Brüllaffen, die licht- und elektronenmikroskopisch untersucht wurden. Es war auffallend, daß verhältnismäßig häufig pathologische Veränderungen bei den Tieren aus dem Freiland festgestellt werden konnten, z. B. 19 Myocarditiden, 40 Abnormitäten der Milz, 11 Nebennierenadenome, 63 Abnormitäten in Nieren, 2 pathologische Veränderungen in männlichen und 100 kleinere patholo-

gische Veränderungen in weiblichen Geschlechtsorganen. In einem Falle wurde eine Polymastie bei einem Weibchen festgestellt, sonst traten keine pathologischen Veränderungen an den Mammae auf. Die Pathologie der Arterien wurde speziell in einem eigenen Kapitel von M. R. MALINOW und C. A. MARUFFO (Beaverton, Ore.) bearbeitet. Die Häufigkeit der Atheromatose nimmt mit dem Alter zu und ist im männlichen Geschlecht erhöht. Beachtenswert ist die Feststellung, daß die Brüllaffen als vollkommene Vegetarier relativ häufig an Atheromatose leiden. Dies läßt die Vorstellungen über die Rolle von exogenem Cholesterol bei der Entstehung der menschlichen Atheromatose in neuem Licht erscheinen. W. B. HALL, H. E. GRUPE und C. K. CLAYCOMB (Portland, Ore.) untersuchten das Periodontium und seine Erkrankungen. Nur in wenigen Fällen konnten Läsionen des Periodontiums festgestellt werden. Eine generalisierte Periodontitis, die häufig beim Menschen auftritt, fand sich bei den Brüllaffen nicht. Der Parasitenbefall der Brüllaffen ist, wie B. L. POPE (Beaverton, Ore.) zeigen konnte, nur gering. In drei Fällen wurden festgestellt: *Pediculus mjobergi* Ferris (1916), *Trypanoxyuris minutus* (Schneider, 1866) und *Bertiella mucronata* (Meyner, 1895). R. H. PERSELLIN und L. L. WILSON (Portland, Ore.) konnten bei 8 Brüllaffen eine Untersuchung auf den Rheumafaktor im Serum ausführen. Es fand sich ein Rheumafaktor-ähnliches Prinzip, das die Kennzeichen eines Makroglobulins aufwies. Die Erfassung eines Rheumafaktor-ähnlichen Prinzips bei Brüllaffen ist die erste derartige Feststellung bei nichthumanen Primaten. Es wird vermutet, daß zu dem gehäuft auftretenden pathologischer Veränderungen bei den Brüllaffen insbesondere den Leber- und Lymphknotenveränderungen, eine Beziehung bestehen könnte. Über einige Beobachtungen an gefangenen gehaltenen Brüllaffen und über die Ergebnisse der Bestimmung der wichtigsten diagnostischen Blutwerte berichten M. R. MALINOW, B. LOCKER POPE und J. R. DEPAOLI (Beaverton, Ore.). Die Monographie enthält sehr viele wertvolle Angaben über die Lebensweise der Brüllaffen, die in den letzten Jahren eine zunehmende in der Primatologie gefunden haben. Es ist zu hoffen, daß das medizinische Interesse, das den Brüllaffen wegen ihrer Anfälligkeit für Gefäßkrankheiten entgegenbracht wird, nicht dazu führt, daß die Tiere für Massenversuche verwendet werden. In diesem Sinne sei ein Satz aus dem Vorwort (W. MONTAGNA, Beaverton, Ore.) zitiert: "Let us hope that every scientist who uses these precious animals will realize and accept his moral responsibility to kill an animal only when to do so is unavoidable."

H. ADAM, Salzburg

HSU, T. C., und BENIRSCHKE, K.: **An Atlas of Mammalian Chromosomes**. Volume 2. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York. 1968. XX, 220 S., 50 Tafeln. Loose leaf boxed 37,60 DM, US \$ 9.40.

Das Wissen über Chromosomen hat sich in den letzten Jahren bemerkenswert gemehrt. Die Zahl der Chromosomen einer großen Zahl von Tierarten, Befunde über ihre innerartliche Variation, Tatsachen über Baubesonderheiten sind erarbeitet worden, aber es fehlte eine Bearbeitung nach dem zoologischen System. Die Autoren legen eine solche für die Mammalia vor. Der jetzt veröffentlichte 2. Band bringt wieder Tafeln über die Chromosomen verschiedener Säugetiergruppen, von den Beuteltieren bis zum Menschen. Knappe Erläuterungen und Angaben über bisherige Veröffentlichungen sind jeweils beigelegt. Die Auswahl richtete sich nach Zufälligkeiten bei der Materialbeschaffung. Daher ist das Werk im Ringbuchverfahren angelegt, so daß die Benutzer sich die verschiedenen Arten einzelner Verwandtschaftskreise, welche im Laufe der Veröffentlichungen erscheinen werden, leicht zusammenordnen können. Insgesamt handelt es sich um ein höchst nützliches und interessantes Buch.

W. HERRE, Kiel

EPSTEIN, H.: **Domestic Animals of China**. Commonwealth Agricultural Bureaux. 1969.

Haustiere ferner Länder finden aus mannigfachen Gründen Interesse. Sie sind bemerkenswert zum Verständnis aktueller Landwirtschaft solcher Gebiete und ihrer Probleme, sie können aber auch als Genquellen für Züchter anderer Bereiche Bedeutung gewinnen. Es ist zu begrüßen, daß eine Persönlichkeit wie H. EPSTEIN, die in mühsamen Reisen eigene Anschauungen und Erfahrungen sammelte, ein Werk vorlegte, durch das die Rinder, Yaks, Büffel, Schafe, Ziegen, Schweine, Pferde, Esel, Maultiere und Maulesel, Kamele, Rentiere sowie Hunde Chinas in Wort und Bild anschaulich gemacht werden. Vor allem die Bilder verdienen das Interesse von Züchtungsbiologen. Jedem Kapitel sind knappe historische Daten über die jeweilige Haustierart in China vorangestellt, dann folgen Angaben über Verbreitung, Aussehen und Leistungen der Rassen. Ein großer interessanter Einblick in Zuchtverfahren und Züchtungsergebnissen in einem Gebiet alter Hochkulturen wird gewonnen.

W. HERRE, Kiel

**Fortschritte der Zoologie.** Band 19 (Liefg. 1–3). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1968. 321 S., 69 Abb. Preis mit Einbanddecke 91,60 DM.

Der vorliegende Band vereinigt 6 Beiträge. R. LEGENDRE (Montpellier) vermittelt in einem französisch geschriebenen Referat die auf dem Gebiet der Morphologie und Entwicklung der Cheliceraten erzielten Fortschritte, wobei hier über die Embryologie, Entwicklung und Anatomie bei Xiphosuren, Skorpionen, Pseudoskorpionen, Opilioniden, Palpigraden, Uropygiden, Amblypygiden, Solifugen und Pycnogoniden berichtet wird (S. 1 bis 50). Die Webespinnen und Milben sind schon in den Bänden 17 und 18 behandelt worden. — Das für die Leser dieser Zeitschrift wichtigste Referat dürfte wohl das über die „Anatomie der Wirbeltiere“ von R. KITTEL (Halle/Saale) (S. 51 bis 104) sein, nachdem der letzte Gesamtüberblick über dieses Thema bereits in Bd. 6 erschienen ist und nur die Jahre 1939/40 behandelt. Danach ist nur noch über das Skelett aus Arbeiten der Jahre 1946 bis 1950 berichtet worden (Bd. 9). Es war deshalb nicht möglich, zusammenfassend über den gesamten zurückliegenden Zeitraum zu referieren. Es erschien dies auch nicht notwendig, weil viele der erarbeiteten Tatsachen in den modernen Lehrbüchern und Übersichtsreferaten bereits Eingang gefunden haben. Der Verf. beschränkte sich deshalb darauf, die in den Jahren 1961 bis 1964 erschienenen Arbeiten zu berücksichtigen. Bei der heutigen Zielsetzung der Anatomie, morphologische Grundlagen für die Evolutionsforschung zu liefern, werden besonders die Fortschritte auf den Gebieten der Homologie- und Allometrieforschung sowie der funktionellen Anatomie hervorgehoben. — W. PFEIFFER (Tübingen) berichtet über den „Gasstoffwechsel der Fische, Amphibien und Reptilien“ (S. 105 bis 140). Wegen der weitgehenden Eigenständigkeit dieser Wirbeltierklassen werden sie hier nicht vergleichend, sondern einzeln besprochen. Berücksichtigt wurden Arbeiten aus dem Zeitraum zwischen 1960 und 1965. — K. BRÄNDLE (Karlsruhe) berichtet zum Thema „Embryologie der Vertebraten“ über Bau und Entwicklung der Keimzellen (S. 141 bis 193). Er knüpft ebenfalls an den zuletzt in Bd. 9 (1952) erschienenen Beitrag an, wobei allerdings nur Arbeiten aus den Jahren 1958 bis 1965 berücksichtigt werden konnten. Die wichtigsten Probleme vom ersten Auftreten der Urgeschlechtszellen bis zur Befruchtung werden dargestellt und damit auf diesem Gebiet der augenblickliche Stand unserer Kenntnisse umrissen. — J. GOUIN (Straßburg) setzt seinen Bericht über die „Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und der Myriapoden“ in einem umfangreichen Kapitel mit einer Betrachtung über die Strukturen des Kopfes fort (S. 194 bis 282). — J. SCHROERBEL (Falkau) referiert über die 1965/66 und, soweit noch nicht berücksichtigt, 1964 erschienenen Veröffentlichungen zur „Ökologie der Süßwassertiere“ in stehenden Gewässern. — Beginnend mit Bd. 20, werden die einzelnen Lieferungen der „Fortschritte der Zoologie“ auch einzeln käuflich sein. Für Subskribenten auf die ganze Reihe ermäßigt sich der Preis um 10%. Außerdem erhalten sie nach Abschluß des Bandes, der aus drei Lieferungen besteht, Titelblatt, Inhaltsverzeichnis und Einbanddecke kostenlos nachgeliefert.

K. BECKER, Berlin

DAUGHERTY, ANITA E.: *Marine Mammals of California*. Department of Fish and Game, Sacramento, California 1965. 87 S., 42 Abb.

Das kleine Büchlein gibt auf einfache, aber exakt wissenschaftliche Weise einen Schatz von Daten über die Cetacea, die Pinnipedia und den Seeotter, welche in den Küstengewässern von Californien vorkommen. Neben Beschreibungen und Abbildungen der Arten wird auch auf die Biologie der Tiere eingegangen. Wir wünschen, daß wir eine ähnliche Ausgabe in Europa hätten, die sowohl für interessierte Laien geeignet wäre als auch für junge Zoologen, die sich noch keine teuren Handbücher anschaffen können.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

LYNE, GORDON: *Marsupials and Monotremes of Australia*. Angus & Robertson Ltd., Sydney, London, Melbourne, 1967. 72 S., 68 Abb. 30 sh. net.

Es ist ein wissenschaftliches und künstlerisches Vergnügen, dieses Buch zu lesen und die Abbildungen zu studieren. Auf deutliche und flotte Weise werden 53 Arten Monotremata und Marsupialia, gehörend zu 31 Gattungen, besprochen und abgebildet. Auf die Fortpflanzung und Ökologie wird ausführlich eingegangen. Die Abbildungen, zumeist Zeichnungen des Autors, sind ein Vergnügen fürs Auge. Das Werk ist eine ideale Einführung in die australischen Vertreter der genannten Ordnungen und gehört in die Bibliothek jeder höheren Schule, auch im Hinblick auf den niedrigen Preis.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

BÖKÖNYI, S.: **Data on iron age horses of central and western Europe** und ANGEL, J. L.: **Human skeletal material from Slovenia**. Mecklenburg Collection, Part I. American School of Prehistoric Research, Peabody Museum, Harvard-University, Bull. 25, 1—108, 1968.

Mit dem 25. Band einer vom Peabody Museum, Harvard University, herausgegebenen Zeitschrift liegt der erste Teil einer Veröffentlichungsreihe vor, in der das zwischen 1905 und 1914 in Slovenien unter der Leitung der Herzogin Marie von Mecklenburg-Schwerin gegrabene Fundgut eisenzeitlicher Herkunft publiziert werden soll. BÖKÖNYI hat hierin die Bearbeitung des Pferdmaterials, ANGEL die der menschlichen Skelette übernommen. — Nach Darstellung der Erforschungsgeschichte des Hauspferdes und nach Darlegung der verschiedenen Auffassungen über Abstammungsfragen (Kap. 1) wird eine Übersicht über Größe und Gestalt der europäischen Hauspferde der vor- und frühgeschichtlichen Epoche gegeben (Kap. 2). Es folgt eine Aufzählung des untersuchten Materials (Kap. 3), das nicht nur der Mecklenburg-Collection entstammt (Magdalenberg und Sticna), sondern auch Gräbern anderer eisenzeitlicher Siedlungen Südosteuropas. Kap. 4 bringt in summarischer Darstellung und unter Verwendung schon publizierter Daten Angaben zur Variabilität von Längenmaßen und Längen-Breitenverhältnissen bei Metapodien und Radien, außerdem Angaben über Widerristhöhen, wobei das ganze Material seiner Herkunft nach in eine osteuropäische Gruppe (Südrußland, Bulgarien, Rumänien, Ungarn, Slovenien) und eine westeuropäische gegliedert wird (die Hallstattpferde Österreichs und Deutschlands, die La Tèneperde Deutschlands und der Schweiz). Die östlichen Formen erweisen sich zwar als statistisch gesichert größer, signifikante Unterschiede im Schlankheitsgrad der Extremitätenknochen bestehen jedoch nicht. Unter Berücksichtigung archäologischer Aspekte werden in einem weiteren Abschnitt (Kap. 5) Probleme diskutiert, die mit der unterschiedlichen Körpergröße eisenzeitlicher Pferde in mittel- oder unmittelbarer Beziehung stehen: Züchtungsmaßnahmen und Verwendungszweck, genetische Beziehung zwischen den Populationen Ost- und Westeuropas, Einfluß der Umwelt auf Größe und Gestalt usw. Es wird vermutet, daß die großen Scythenpferde Osteuropas nicht ohne Einfluß auf die Entwicklung großwüchsiger Formen in Süd-, Mittel- und Westeuropa gewesen sind. Im Gegensatz zu den Hauspferden der Eisenzeit waren die Populationen der Bronzezeit — soweit das heute übersehbar ist — von einheitlicherer Größe. Das unterstreicht die Auffassung von einer Herkunft des Hauspferdes aus gemeinsamer Wurzel. Im Kap. 6 werden pathologische Erscheinungen erörtert. Eine Zusammenfassung und zahlreiche Maßtabellen beschließen die Darstellung. Im zweiten Teil des Bandes wird eine anthropologische Studie vorgelegt. Nach eingehender Beschreibung der auf dem Magdalenberg gefundenen 19 männlichen und 10 weiblichen Schädel erfolgt ein Vergleich mit hallstattzeitlichem, mittelalterlichem und rezenten nordjugoslawischen Material, mit mesolithischen Formen Bayerns, neolithischen des Balkans, eisenzeitlichen von Österreich, Böhmen und Bosnien und mit Schädeln des klassischen Griechenland. Daraus ergibt sich, daß die Illyrer vom Magdalenberg eine sehr heterogene Bevölkerungsgruppe waren, die aus sehr unterschiedlichen Anteilen folgender Rassen bestand: Alpine wohl paläolithischer Herkunft, Mediterrane teils mesolithischer, teils ägäisch-adriatischer Abstammung und langschädliche Nordische östlichen Ursprungs.

H. REICHSTEIN, Kiel

## Nachtrag

der Unterschriften zu den Abbildungen 1 und 2 in der Arbeit A. KRÄMER: Lebensbezirke und Ortsveränderungen markierter Gemsen (*Rupicapra rupicapra* L.) im Augstmatthornggebiet, Schweiz. Z. f. Säugetierkunde 34, 1969, H. 5, S. 311—315.

*Abb. 1.* Lebensbezirke dreier markierter Gemsen im eidgenössischen Bannbezirk Augstmatthorn während zwei Jahren. Der Grat ist durch eine Linie dargestellt.

*Abb. 2.* Ortsveränderungen markierter Gemsen im eidgenössischen Bannbezirk Augstmatthorn. Alle Orte von Beobachtungen des gleichen Individuums, die mehr als 10 Stunden auseinanderlagen, wurden kartiert und die Distanz zum vorhergehenden Ort gemessen. In der Abbildung sind die Werte von zwei beziehungsweise drei Klassengenossen für jedes Monatsdrittel zusammengefaßt. Abszisse: Monate Mai bis November beziehungsweise Juli bis November; Ordinate: Mittel der zurückgelegten Distanzen; s = Standardabweichung.



*Im Juni 1970 erscheint:*

# Lehrbuch der Entomologie

Von Dr. HERMANN EIDMANN

chem. o. Professor der Forstzoologie an der Universität Göttingen

2. Auflage,

neubearbeitet von Dr. FRIEDRICH KÜHLHORN

Oberkonservator an der Entomol. Abtlg. der Zoolog. Sammlung des Bayer. Staates, München

1970. 631 Seiten mit 964 Abbildungen. In Ganzleinen 68,— DM

Die besondere Stärke des seit zwei Jahrzehnten vergriffenen Lehrbuches von Eidmann beruhte darauf, daß es in bewußt kurzgehaltener Leitfadensform und in besonders geglückter Synthese alle Gebiete der Entomologie gleichmäßig berücksichtigte, von einem angewandt arbeitenden Zoologen verfaßt und deshalb besonders anschaulich geschrieben war und über ein ausgezeichnetes umfangreiches Abbildungsmaterial verfügte. Diese Sonderstellung des Buches rechtfertigte seine Neuherausgabe in zeitgemäßer Bearbeitung unter Beibehaltung des bewährten Rahmens. Sie ist von dem Entomologen Friedrich Kühnhorn vorgenommen worden.

In neun Kapiteln behandelt das Buch sämtliche Hauptgebiete der wissenschaftlichen Insektenkunde, und zwar die systematische Stellung und Abstammung der Insekten, die Grundzüge der Organisation des Insektenkörpers, seine Morphologie und Organsysteme sowie deren Funktion, die Fortpflanzung, Entwicklung und Vererbung, den Habitus, die Größe und Zahl der Insekten sowie deren Beziehungen zu ihrer Umwelt unter besonderer Berücksichtigung allgemeiner und spezieller Probleme der angewandten Entomologie. Auch auf die Paläontologie der Insekten wird Bezug genommen und abschließend ein Überblick über das Insekten-System mit Hinweisen auf die Biologie, Ökologie und praktische Bedeutung der als Beispiele genannten Insektengruppen und -arten gegeben, wobei auch — soweit lehrbuchmäßig vertretbar — verschiedene Auffassungen Erwähnung finden. In allen dafür in Betracht kommenden Kapiteln erfahren öko-physiologische Probleme die besondere Berücksichtigung, die ihnen in der Entomologie heute zukommt.

In die Neubearbeitung im bewährten bisherigen Rahmen wurden auch die Abbildungen als besonders wichtiger Teil des Buches mit einbezogen. Sie ergänzen somit auch weiterhin ausgezeichnet die textliche Darstellung, deren Stil so erhalten blieb, daß sie auch vom Anfänger und Nichtfachmann verstanden werden kann.

Das Lehrbuch wendet sich als Einführung in das Gesamtgebiet der Entomologie vor allem an Studierende der Naturwissenschaften, der Medizin und der Land- und Forstwissenschaft, für die wegen einer speziellen Laufbahn entsprechende insektenkundliche Kenntnisse erforderlich sind oder die sich wissenschaftlich mit entomologischen Problemen beschäftigen. Darüber hinaus gibt es jedem auch sonst an der Insektenkunde Interessierten Gelegenheit, sich über einschlägige allgemeine wie auch viele spezielle Fragen dieses weitgespannten Fachgebietes zu unterrichten.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Soeben erschien:*

# Tropische Tierseuchen und ihre Bekämpfung

Von Prof. Dr. Dr. h. c. EILHARD MITSCHERLICH  
Direktor des Tierärztlichen Institutes der Universität Göttingen

und Prof. em. Dr. Dr. h. c. KURT WAGENER  
chem. Direkt. d. Inst. f. Tierseuchen und Mikrobiologie der Tierärztl. Hochschule Hannover

## 2. Auflage

1970. 385 Seiten mit 90 Abbildungen, davon 17 farbig auf 6 Tafeln, und 23 Tabellen.  
In Ganzleinen 86,— DM

Die Erstauflage der Tropischen Tierseuchen sollte schon vor etwa 25 Jahren erscheinen. Sie wurde jedoch kurz vor ihrer Auslieferung durch Kriegseinwirkung vollständig vernichtet. Nach gründlicher Vorbereitung liegt das Werk, von den gleichen Verfassern völlig neubearbeitet, jetzt in zweiter Auflage vor.

Das Buch gibt Tierärzten, Studierenden der Veterinärmedizin, Landwirten und Verwaltungsbeamten einen umfassenden Überblick über die tropischen Tierseuchen, über deren wirtschaftliche Bedeutung sowie über die nach dem derzeitigen Stand unseres Wissens gegebenen Bekämpfungsmöglichkeiten.

Bei der Entwicklung der Tierzucht in den Tropen spielen die genannten Seuchen eine wichtige und entscheidende Rolle. Deshalb werden sie von den Verfassern unter Berücksichtigung des neuesten Schrifttums eingehend dargestellt. Davon ausgenommen bleiben die meisten jener Seuchen, die sowohl in den gemäßigten als auch in den tropischen und subtropischen Breiten auftreten. Sie werden ausführlich in den tierärztlichen Lehrbüchern der speziellen Pathologie und Therapie sowie der Parasitenkunde der Haustiere behandelt. Das vorliegende Werk bildet daher eine spezielle und hervorragende Ergänzung zu diesen Lehrbüchern.

Der erste allgemeine Teil des Buches ist der allgemeinen Epizootologie der tropischen Tierseuchen gewidmet. Er behandelt die Bedeutung des Wildes für die Seuchenentstehung sowie die Biologie und Bekämpfung der als Überträger tropischer Tierseuchen fungierenden Zecken, Mücken und Fliegen. Der zweite spezielle Teil umfaßt diejenigen tropischen Tierseuchen, die durch Protozoen, Anaplasmen, Bartonellen, Eperythrozoonarten, Rickettsien, Bakterien, Pilze, Mycoplasmen und Virusarten hervorgerufen werden. Die Abhandlung jeder Seuche gliedert sich in der Regel in folgende Abschnitte: Krankheitsbezeichnung, Ätiologie, Epizootologie, Krankheitsbild, Zerlegungsbefund, Diagnose, Behandlung, Impfverfahren und Bekämpfung. Jedes Kapitel schließt mit einem ausführlichen Schrifttumsverzeichnis. In einem Anhang werden einfache, für den Praktiker wichtige Untersuchungsverfahren und -techniken mitgeteilt.

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K.  
HERTER, Berlin — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Florenz  
— T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM,  
Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien  
— W. VERHEYEN, Antwerpen

Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 3

August 1970



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



## Inhalt

JUNGIUS, H.: Studies on the Breeding Biology of the Reedbuck ( <i>Redunca arundinum</i> Boddaert, 1785) in the Krüger National Park .. . . .	129
REICHSTEIN, H.: Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, <i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). — On the occurrence of the northern vole, <i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776), in Schleswig-Holstein (Northern Germany) .. . . .	147
EISENTRAUT, M.: Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Zwergbeutelratte <i>Marmosa murina</i> ( <i>Didelphidae</i> , <i>Marsupialia</i> ). — Contribution to the propagation of the Murine Opossum <i>Marmosa murina</i> ( <i>Didelphidae</i> , <i>Marsupialia</i> ) .. . . .	159
VOGEL, P.: Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen ( <i>Suncus etruscus</i> Savi, 1832). — Biological observations on <i>Suncus etruscus</i> .. . . .	173
HEIDEMANN, G., und VAUK, G.: Zur Nahrungsökologie „wildernder“ Hauskatzen ( <i>Felis sylvestris</i> f. <i>catus</i> Linné, 1758). — On the Feeding-Habits of „Poaching“ Domesticated Cats .. . . .	185
GOETHE, F.: Luftbeobachtung von Walen im westlichen Mittelmeer. — Observation of Cetacea in the Western Mediterranean from an airplane .. . . .	190
Schriftenschau .. . . .	191

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgesellschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Sonderdrucke:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen** sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke an Beitrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Hefes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Studies on the Breeding Biology of the Reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert, 1785) in the Krüger National Park

By HARTMUT JUNGUIS

*From the Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel*

*Director: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre*

*Eingang des Ms.: 14. 3. 1970*

## Introduction

This paper is part of a field study of the reedbuck, in which the author was engaged in the Krüger National Park (KNP), from March 1967 to April 1968. The main study area was the district of Pretoriuskop in the SW of the park and the Shawu-vleis in the N of Letaba, near to the center of the park.

These areas constitute the most magnificent reedbuck habitats of the KNP. The biotope consists of tall grass savanna and tree savanna, in which *Hyparrhenia dissoluta* and *Sporobolus robustus* (in vleis) form the most important cover of all grass species. As long as water is available, during the dry season, these areas are inhabited by reedbuck all year round. The environment of Pretoriuskop appears to be a well drained, rolling countryside with insular mountains. The vleis of the north, which are mostly inundated during the rainy season, are shallow and poorly drained grassy valleys.

In these areas reedbuck ♂♂ establish their territories, which seem to be occupied permanently if the habitat is not destroyed (by fire, drought, etc.). In their territory reedbucks live in pairs (♂+♀), ♂-♂-mother-families (♂+♀+fawn or yearling, fig. 2), or in mother-families (♀+fawn stay together, the ♂ lives separately, fig. 4). For further information see: ALVERDES (1925), REMANE (1960), PORTMANN (1953), JUNGUIS (1970). Only during the dry season are groups of more than 3 animals to be found around water holes or in favoured grazing areas. For more details see JUNGUIS (1970).

## Acknowledgements

Grateful acknowledgement is made to the Director of the National Parks Board, Mr. R. KNOBEL and Nature Conservator R. J. LABUSCHAGNE who provided the necessary study facilities within the KNP.

I am indebted to Dr. U. DE V. PIENAAR and Mr. P. VAN WYK from the Department of Nature Conservation in Skukuza, who assisted with their advice and their experience. Thanks are also expressed to Mr. BRYNARD, the gamewardens G. ADENDORFF and M. G. MOSTERT, as well as to the African game scout NGUELA.

I am very much obliged to Dr. J. MEESTER and Prof. F. C. ELOFF from the University of Pretoria for helpful support.

## I. Mating behaviour

The whole sequence of a mating ceremony, starting with courtship (premating behaviour) and culminating in copulation has only been observed three times. Sequences of premating behaviour, which did not terminate in copulation, have been observed

many more times. It was possible to observe mating behaviour all year round but the main season seems to occur between May-June, during which mating has been recorded most frequently. In mating behaviour the following phases have been distinguished, (fig. 1)

1. Premating behaviour
2. Mounting and copulation
3. Postcopulatory behaviour.

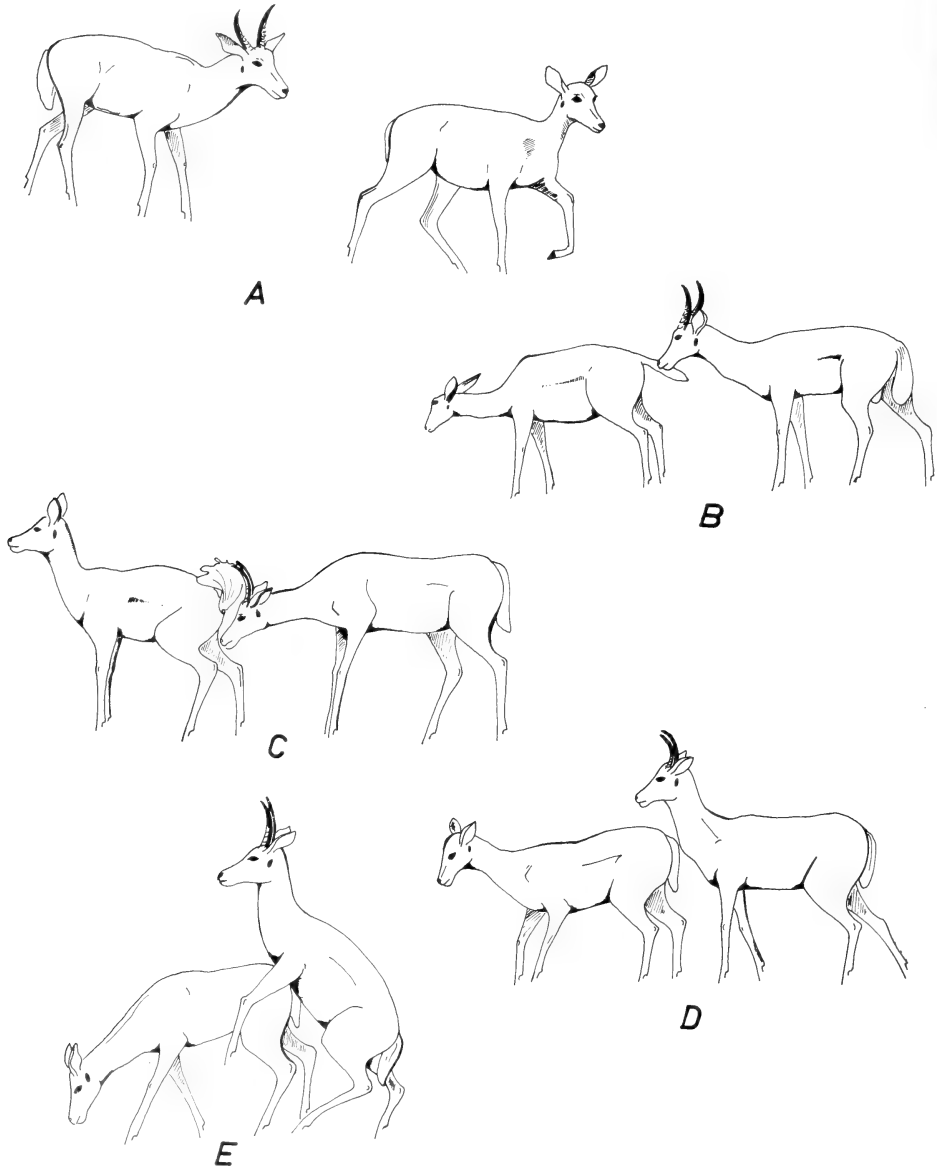


Fig. 1. Mating behaviour: A. ♂ follows ♀, B. naso-anal-contact, C. ♀ urinates, ♂ places his nose in the stream of urine, D. ♂ before mounting, E. mounting

### 1. Premating behaviour

A ♂ approaches a feeding or standing ♀ from behind. Thereby he shows "nose forward posture"; he puts his head down, and ears back and then he starts nuzzling the base of the tail of the ♀ (fig. 1 B). Thereupon the ♀ normally adopts a submissive position ("Demutstellung")

(fig. 2), she twists up her tail and urinates, jumps forward or moves only a few steps sideway (2–4 m) flicking her tail and standing still again. If the ♀ urinates, the ♂ places his nose in the stream of urine (fig. 1 C). After this he lifts his head to a horizontal position, moves it several times from side to side, retracts his lips and wrinkles his nose in the "Flehmen" posture (SCHNEIDER 1930)<sup>1</sup>. Flehmen was also observed after smelling urine on the ground or after smelling the resting place



Fig. 2. ♂-mother-family (♂+♀+yearling ♂) in tall-grassveld. ♂ sniffing at the base of the tail of the ♀, ♀ adopts submissive position

of a ♀. If the ♀ jumps very far away (8–10 m), after the ♂ has sniffed at her anal region, he usually does not follow. If she moves a few steps forwards or sideways, with or without flicking of the tail, the ♂ follows her (sometimes performing a licking gesture) and starts again smelling at the anal region or licking the female's upper tail. If the ♀ moves again a few steps forward with tail flicking the ♂ follows once more and starts sniffing or licking anew. This moving away a few metres can be repeated several times, and leads to the first mounting attempts of the ♂ after he has followed the ♀ once, twice or three times. The following of the ♂ can be released as well without preceding Flehmen, either after sniffing, licking or an "invitation" of the ♀. It was once observed that the ♀ passed a ♂ for the 2nd time very closely flicking her tail; when the ♀ passed him, the ♂ followed, the ♀ stopped, the ♂ sniffed, the ♀ walked away, the ♂ followed and mounted.

Whether or not the penis was erect during one of these courtship sequences, as in the waterbuck (SPINAGE 1969; KILEY-WORTHINGTON 1965) or in the Uganda kob (BUECHNER et al. 1965) could not be observed because of the tall grass.

### 2. Mounting and copulation

Before the ♂ mounts he approaches the ♀ very closely (fig. 1 D). He suddenly rises on his hindlegs and throws up his frontlegs simultaneously. If mounting has been accomplished the upper part of his body leans on the female's croup, the ♂ holds his neck erect, the tail hangs freely, the forelegs clasp the flanks of the ♀ or her hindlegs (fig. 1 E).

During the first mounting attempts the ♂ does not succeed in laying himself upon

<sup>1</sup> This posture of "Flehmen" is widespread among ungulates, but occurs also in lions and tigers. Its function is chemoreceptor testing by means of the Organon Vomeronasale (O. Jacobsohni).

the ♀. As soon as the ♂ rises on his hindlegs, the ♀ steps forwards, flicking her tail and stops, which causes the ♂ to drop on to his forelegs again. He does not follow the ♀ on his hindlegs as do impala (SCHENKEL 1966) and gerenuk (BACKHAUS 1958). After some fruitless efforts the ♂ usually succeeds in laying himself on the female's rump, but usually the ♀ moves a few steps forwards again (2–3 m) and the ♂ glides down, touching with his neck the rump of the ♀ and dropping back on to his forelegs.

The ♂ follows the ♀, licking or sniffing her tail. The ♀ moves away in wide circular paths (once in a closed circle, diameter 6–8 m). Mounting occurred at intervals of 8–15 sec. With increasing frequency (3–53 times) it became more intensive, because the ♀ stayed still longer (3–6 sec.) so that the ♂ was able to lean high on the ♀. Chasing the ♀ with "Laufschlag" (WALTHER 1958)<sup>2</sup>, as is typical for many antelopes (see below), has not been observed.

Only once has similar behaviour been noticed. A ♂ repeatedly tried to mount a ♀ but in vain, because she always moved away. The ♂ stood on one foreleg, the other foreleg was lifted and stroked the outside of the hindleg of the ♀ in a curved position. This was probably intended to lead to mounting but this was not accomplished because the ♀ stepped forward. It is still debatable whether it is possible to assume that the Laufschlag originates from this intentional mounting movement which occurs in many ungulates (WALTHER 1958). WALTHER (1958) explains Laufschlag as a ritualised aggressive motion, which derived from "Drohscharren" (pawing threateningly), or from "Feindabwehr" (aggressive behaviour); BACKHAUS (1958) explains Laufschlag as a displacement activity deriving from the process of taking food by pawing.

Despite frequent mounting by the ♂ it is possible that the ♀ does not permit copulation.

Observation No. 1: A ♂ is in the territory of his neighbor; he chases him away and tries to copulate with his ♀. The ♀ allows mounting but not copulation. She defended herself as follows: stepping forward, short turns of 90° or 180°, kicking. The ♂ mounted 53 times without success and after an interval of 12 minutes another 25 times, but also in vain.

If copulation takes place, it happens during the last mounting. The ♂ maintains the same position, but clasps the flanks of the ♀ very tightly with his forelegs and gives a vigorous ejaculatory thrust, after which he dismounts. This last mounting is very quick and lasts about 2 seconds.

### 3. Postcopulatory behaviour

Immediately after dismounting ♂ and ♀ stand immobile for a few seconds. Then the ♂ walks to the ♀, licks her neck or possibly rubs it with his head for 4–6 sec. Because of the tall grass it could not be observed if this action is followed by a Laufschlag as has been observed in the case of Uganda kob (BUECHNER et al. 1969). After this the ♂ starts feeding or shows grooming behaviour. The ♀ mostly licks her flanks or her back and starts feeding as well.

### 4. Comparison of the mating behaviour of the reedbeek with that of other antelopes

To secure successful copulation it is necessary that the behaviour pattern of ♂ and ♀ are co-ordinated. Normally approaching within a definite distance of an animal results either in flight or aggression. But to assure copulation these reactions have to be suppressed. Therefore so-called "Beschwichtigungsgebärden", (appeasing ceremony; TINBERGEN 1953) are performed, which remove the barrier between ♂ and ♀ (EIBL-EIBESFELDT 1966). In each species mating takes place according to a certain pattern.

<sup>2</sup> The ♂ touches the underparts of the ♀ with his stiff foreleg in the flanks region from the side, or between the hindlegs from behind, or laterally strikes the outside of the hindlegs.



Very often small, but significant, divergencies from this pattern are the reason why no interbreeding occurs between closely related species. Therefore these behaviour patterns make it possible to distinguish between closely related species within systematic groups. Thus it is striking to notice that no chasing occurs during the premating phase in the reedbuck nor in other species of the genus *Reduncini*: Uganda kob, (BUECHNER et al. 1965) and waterbuck (KILEY-WORTHINGTON 1965; SPINAGE 1969), although it has been recorded in many gazelles (BROOKS 1961; WALTHER 1958, 1968), impala (SCHENKEL 1966) and also in the roe deer (KURT 1968).

If a ♀ of the Uganda kob stops within the territory of a ♂ he approaches with a stiff-legged gait of short, accentuated steps ("prancing") and starts nuzzling the inguinal region of the ♀. After this the ♀ urinates and often the ♂ places his nose in the stream of urine (like the reedbuck) and shows Flehmen (like the reedbuck). A similar behaviour pattern is to be found in the waterbuck (cit. above). Prancing does not occur, but the ♀ stands still and urinates or jumps a few steps forward when the ♂ starts Laufschiag, rubbing, smelling or licking of the anal region. Flehmen of the ♂ is similar to that in the case of the reedbuck. With the impala for instance (SCHENKEL 1966), Flehmen does not play a fixed part in premating behaviour and gazelles usually take the scent from the ground (cit. above).

After Flehmen, chasing ("Treiben") of the ♀ starts in gazelles, caused by the Laufschiag of the ♂, evoking avoidance behaviour in the ♀. In the reedbuck this has not been observed, but it is known in the waterbuck (cit. above), Uganda kob (cit. a.), puku, lechwe (ROBINETTE et al. 1964; DE VOS et al. 1966) and other antelopes, for example sable, (own observation in zoos) roan (BACKHAUS 1958), duiker and steenbuck (own observations, KNP). This behaviour does not occur in the Bovini and in the genus *Tragelaphus* (BACKHAUS 1958; WALTHER 1964). Before mounting takes place the ♀ of the reedbuck does move forward as well, but this happens slowly and only a few steps are taken. Tight circling of ♂ and ♀, "Paarungskreisen" (WALTHER 1958) does not occur, as WALTHER describes it in gazelles (1958, 1968), BACKHAUS (1958) in oryx (*O. algazel*), nilgau, nyala and sable, BUECHNER et al. (1965) in Uganda kob, KILEY-WORTHINGTON (1965) in waterbuck.

Mounting with head erect, such as does not seem to occur in all *Tragelaphus* sp. (cit. a.), is to be found in the reedbuck, as well as in the waterbuck, Uganda kob, Hippotragini, duikers, and (all?) Neotragini (cit. a.). The position during copulation of the reedbuck is similar to that of the kob and the waterbuck. On the other hand, many gazelles (cit. a.) and impala (cit. a.) hold the neck and the body in a raised position. The ♂ does not lean on the female's croup, nor does he hold her loins with his forelegs; he rushes forward on his hindlegs bipedally to perform penetration, which does not last longer than one second in impala (SCHENKEL 1966).

The postcopulatory behaviour of the reedbuck is very different from that of other *Reduncini*. Nothing similar to the Uganda kob has been observed (cit. a.), such as whistling, licking of the erect phallus, licking of the vulva, nuzzling of the inguinal region, licking of the udder or Laufschiag. In the waterbuck as well an intensive pattern of post copulatory display is obvious, although there is a quiet period of 1-4 minutes, during which both partners stand immobile. After this the ♂ may repeat mounting without erection, Laufschiag, rubbing his face against various parts of the female's body, smelling of the vulva, Flehmen.

All aggressive behaviour patterns as they have been observed for instance in impala (cit. a.) are absent in the mating behaviour of the reedbuck, as well as "pronking" with erected tail, as has been stated in the case of the Bohor reedbuck (*Redunca redunca wardii*) by VERSEY-FITZGERALD (1958). After copulation, the reedbuck is very inactive like the gazelles (cit. a.) or the hartebeests (BACKHAUS 1958).

If compared with other *Reduncini*, mating behaviour in the reedbuck (so far as

known), seems to be relatively uncomplicated. It is not composed of as many different sequences as is the case with other species. Although there are similarities to be found in mating behaviour in which the Reduncini differ from all other species, for example in courtship during the phase of premating, in mounting and in the position during copulation, there exist distinct differences in mating behaviour between the reedbuck and most of the *Kobus* sp.: Laufsclag, prancing, whistling, smelling of the inguinal region and tight circling ("Paarungskreisen") do not occur. Until detailed informations exist from *Redunca redunca* and *Redunca fulvorufula*, it seems justified to state that there are profound variations in mating behaviour between the genus *Kobus* and *Redunca*, even though there are certain similarities.

## II. Reproduction

All information available on this problem is very contradictory.

1. KIRBY (1896): Lambs are born between December and March and in the plains earlier than in the mountains.
2. WILHELM (1933): Between December and May.
3. STEVENSON-HAMILTON (1947): In East-Africa between August and September.
4. ZUCKERMANN (1953): In the London Zoo all 7 lambs were born between October and May, (northern hemisphere!).
5. ASDELL (1946): Between August and May, no definite season.
6. BRAND (1963): Zoo of Pretoria, all year with a peak between February and May.
7. FAIRALL (1968): KNP, not much information; young fawns have been observed throughout the year.

According to my own observations (3.67—4.68) the peak of reedbuck births seems to be between December and April, when pasture, water and cover are abundant. Particularly in the N some lambs have been born in wintertime and in spring (May–November), as well as during an unfavourable season. If these observations are compared with those of the authors mentioned above, one may conclude:

1. The reedbuck is not a strictly seasonal breeder. Lambs are born throughout the year. (BRAND, ASDELL, FAIRALL, own obs.).
2. Most of the lambs are born between December and May (KIRBY, WILHELM, ASDELL, BRAND, own obs.).

Hence we may infer that the reedbuck belongs to those African antelope species that have a lambing peak. But relatively few are strictly seasonal breeders and the presence of young fawns throughout the year indicates that the reedbuck is no exception, just as waterbuck (peaks in summer and spring), bushbuck, sable, duiker, steenbuck (?), (FAIRALL 1968).

It is difficult to determine the gestation period of the reedbuck, because seasonal rut does not occur (mating has been observed in June, July, December), and lambing thus takes place all year round. BREHM (1930) records 7<sup>3</sup>/<sub>4</sub> months (Zoo Frankfurt), WILHELM (1933) states 7<sup>3</sup>/<sub>4</sub> months for SW-Africa (source unknown), KENNETH (1943) refers to WILHELM and gives 233 days. ASDELL (1946) and BRAND (1963) refer to KENNETH.

As mentioned above, lambs are born all year round. This can be caused by a miscarriage after which the ♀ comes into heat again outside the normal rutting season, (so-called "Folge-" or "Ersatzbrunft", PRELL 1937), during which she is mated again. Cases like this are well known from our European game species (PRELL 1937). With regards to the reedbuck I could observe that this "Ersatzbrunft" also occurs if ♀♀ lose their lambs to predators during the first weeks after parturition (see above).

Observation No. 2: A ♀ had dropped her lamb between 17. and 20. 12. At the age of about 2 weeks on 3. 1. the lamb was killed. Some days later this ♀ was observed with a ♂.

8. 1. mating took place. If fertilization was achieved, the new fawn would be born in September (gestation period as mentioned above).

An other possibility to explain births throughout the year, could be due to delayed implantation, as is known in the case of the roe deer (PRELL 1938) and some Mustelidae. In the roe deer a variation of the gestation period has been found in those ♀♀ which reproduced only once. In these young ♀♀ the control and regulation of the endocrine system, which partially determines reproductive behaviour, has not been fixed as in old ♀♀. Therefore an extension or an abridgement of the gestation period may occur. In the roe deer this is well testified (PRELL 1938). Theoretically similar cases could appear in other species as well and thus be a further explanation for the appearance of young ones throughout the year.

According to DITTRICH (pers. com. 1970), so far no signs of delayed implantation have been found in antelopes (Zoo of Hannover), and he explains the birth of fawns throughout the year by the fact that young ♀♀ reach maturity at different times and also because some fawns are lost in the first weeks after parturition (see above) and thus the ♀ comes into rut outside the normal season. But until further investigations have been undertaken, I would not totally deny the possibility of delayed implantation in antelopes, which would be an other step towards understanding all year round reproduction.

### III. The mother-child bond

During the time of my studies I succeeded in observing the bond between ♀♀ and older lambs (from 3–5 month of age) throughout the whole year. It was very difficult to observe younger animals, on one hand because of their low activity, on the other hand due to the tall grass which provides a good cover, but primarily because of the great vigilance and the secluded life of the mother. Some observations on lambs aged between 2 and 3 months have been made in April and May. Once it was possible to make a continuous observation for 8 days in December of a lamb (L 1) about 10 days old.

#### A. The period before parturition

##### 1. *The separation of the ♀*

Observations have particularly been carried out on the ♀ of L 1. Heavily pregnant ♀♀ leave the family unit (♂, ♀, yearling) 3–4 weeks before giving birth. They avoid meeting the ♂ and withdraw mostly into the outskirts of the territory. The ♀ does not show any relationship to the ♂ and thus she usually lives alone during this time. Only her lamb born in the previous year stays with her. Before I found L 1 (27. 12.) the ♀ had been observed for the last time with the ♂ on 2. 12. and thereafter only with the yearling. ♂ and ♀ did not meet even though they were once found grazing only 60 m away from each other. On December 12th, restless wandering around of the ♀ was observed for the first time, obviously as an attempt to discourage the further company of the yearling, as the time had approached for her fawn to be born and thus it became necessary for her to retire into isolation and find a suitable place for giving birth. During 30 minutes 800 m were covered. The borders of the territory were crossed.

Similar behaviour has also been observed in an other ♀ which was heavily pregnant and still accompanied by her lamb of the previous year.

Observation No. 3: 15. 4. 68 Pretoriuskop

8.15 ♀ and yearling ♂ (1 year and a half) get up, graze.

26 ♀ runs 5 m, lies down.

- 27 ♂ follows, still grazing.  
 28 ♂ is 3 m away from the ♀; ♀ gets up, shakes her head, adopts submissive position, runs 8 m, doubles, stops, licks her flanks; ♂ follows slowly.  
 31 ♀ runs away, ♂ follows at a distance of 13 m. After 50—60 m the ♀ slows down, walks 8 m and lies down.  
 33 ♂ has followed; ♀ gets up walks 8 m.  
 36 ♀ lays down.  
 37 ♂ lays down at a distance of 10 m.  
 47 ♀ gets up, passes the ♀ and lies down 4 m away from her.  
 10.10 ♀ gets up as does ♂; both clean their fur; ♀ walks 10 m and lies down.  
 14 ♂ follows and lies down 2 m away from her.  
 12.15 ♂ rises grooming himself; ♀ gets up, grooming herself and defecating.  
 17 ♀ walks up to ♀.  
 20 ♀ runs away flicking her tail; ♂ follows. After 30 m the ♀ starts walking, walks 10 m and lies down; ♂ is grazing.  
 50 ♀ gets up and starts grazing.  
 14.10 ♀ lies down; ♂ is grazing nearby, lies down 4 m away from the ♀.  
 47 ♀ rises, grooming herself, and starts to graze.  
 49 ♀ lays down at a distance of 15 m from the ♂.  
 16.51 ♀ gets up, grooming herself and grazing.  
 52 ♂ rises and grazes.  
 17.30 the observation was stopped; both animals were still grazing.

The most remarkable point of this observation was that the ♀ attempted again and again to widen the distance between her and the yearling ♂, and once she even adopted a submissive position when the yearling approached too close.

It is not known with certainty when the relation between ♀ and yearling actually breaks up. In the ♀ of L1 the separation from the yearling must have taken place about 5 days before the new lamb was born. Both, ♀ and yearling were seen together on December 15th, and the lamb was born shortly before December 20th, or a few days later.

This separation of the ♀ before giving birth is very common in ungulates which live in small groups (bushbuck, duiker, Neotragini, small Cervidae). It also occurs in some gregarious species like impala, where the heavily pregnant ♀♀ leave the herd and give birth in the isolation of dense undergrowth or in the cover of a bush thicket. The newly born fawn follows its mother only after a few days (SCHENKEL 1966). In the Grant's gazelle (WALTHER 1965) similar behaviour seems to occur (observation in the Ngorongoro crater). In other species, like the wildebeest, the young ones are born in or near the herd, without isolation of the ♀ (TALBOT & TALBOT 1963). Very exact studies of the female's behaviour before giving birth exist on our indigenous deer species as the roe deer (KURT 1968; BUBENIK 1965) and the red deer (BUBENIK 1965). In the roe deer, which lives in small groups like the reedbuck separation of the ♀ from the yearling before giving birth has also been observed. It is clearly shown by display and threatening behaviour in the ♀, by which she tries to establish a larger distance (so-called individual distance) between herself and the yearling and to shake him off. The separation occurs some days before the fawn is born.

## 2. *The choice of the place for parturition*

The mother of L1 gave birth high on the slope, directly at the foot of a mountain in the open tall-grass-veld. This place belonged to the outskirts of the territory and was remote from the core-areas of other reedbuck territories, as well as from those of other species. Because of bordering at the mountain, the area was very peaceful. Only a bushbuck-family and a pair of klippspringers lived around this mountain. However the bottom of the valley was often traversed by kudu, giraffe, sable, reedbuck, and wildebeest and was thus not as undisturbed.

## B. The first weeks after parturition

### 1. Hiding of the young („Abliegen“)

In the young of ungulates, WALTHER (1958) distinguishes two different types according to varying behaviour pattern. Those are: “Nachfolgertyp” and “Abliegotyp”.

In the “Nachfolgertyp”, as for instance in the wildebeest, the calf follows its mother 5–10 minutes after parturition and always stays with her.

In the “Abliegotyp”, as is kudu, waterbuck, gazelles (ESTES 1967, WALTHER 1958, 1968) and the reedbuck, the young one does not follow its mother after birth. During most of the day the lamb remains constantly hidden in dense cover. The mother mostly remains in the vicinity or stays a few 100 m away. If not disturbed she regularly visits the lamb in the course of the day (once in the case of the reedbuck), to nurse and to clean it, whereupon the lamb hides itself again from its mother.

This hiding is a deliberate action on the part of the lamb, undertaken without guidance or influence from its mother. This applies to the reedbuck as well as to kudu, gazelles, roe deer (KURT 1968), Grant's gazelle (WALTHER 1965; ESTES 1967), lechwe and puku (DE VOS et al. 1966). The ♀ was not observed to nudge the fawn into a lying position as RUE (1962) recorded in the case of the white-tailed deer, and ALTMANN (1965) for the wapiti.

The ♀ does not follow the lamb when it seeks a suitable place but observes it before moving away and evidently memorizes the place where it lies down. Coming back to visit her lamb, she usually approaches it from an other direction, and seems to orientate herself optically and olfactorily. Particularly during the night time orientation seems to be mainly olfactorily.

It is assumed with great certainty that this concealment period of the lamb is well demonstrated during the first  $1\frac{1}{2}$ –2 months, but possibly even longer (3 months). It is hard to give exact information on this because it was very difficult to determine the age of lambs exhibiting this behaviour and it was only possible by comparative field-observations; moreover, only few lambs have been seen due to this habit of concealing themselves.

As to the mother-child relationship during the first weeks after birth, only one observation of 8 successive days has been made (♀ of L 1) from 27. 12.—3. 1. Although these observations were only of short duration, it is possible to distinguish a distinct activity pattern, due to its repeated periodicity (fig. 3).

♀ and lamb rest before sunrise. The ♀ lies 20–30 m away, (minimum 5 m, maximum 80 m). Between 9 and 10 o'clock the ♀ gets up, grooms herself, looks around carefully and starts grazing. If she has rested near the lamb she starts grazing in a wide circle, working away from the lamb but later returning. If the distance between her and the lamb was greater (80 m), she starts grazing in the direction of the hiding place of the lamb and lies down 5–8 m away from it. The lamb does not show any reaction while its mother approaches and stays lying down. While grazing, the ♀ does not cover large areas but stays at a distance of 20–30 m from the lamb's hiding place; she grazes about an hour.

Between 11 a. m. and 2 p. m. the only diurnal visit of the lamb by the ♀ was confirmed during a second grazing period. But this happens only when the ♀ has not been alarmed or badly disturbed. If alarmed, the ♀ would become very vigilant and nervous; this often results in the lambs not being visited during the day time (30. 12.), fig. 3.

The resting and hiding lamb was either approached in a straight line, in a circle or in a zigzag by the ♀ while she was grazing. Sometimes the ♀ walked the last 5–10 m without grazing, but stopping repeatedly to observe the lamb; for instance

she would lower her head as if about to start feeding and then suddenly look up, remaining motionless, or stop suddenly and adopt a watchful posture (every  $1\frac{1}{2}$ –2 m), looking around carefully. When she was 1–2 m from her lamb she stopped again and cautiously examined the environment. At this moment the lamb might get up and bound to its mother. If the lamb remained lying down, the ♀ approached with lowered head and started to lick its body until it rose.

Calling of the lamb by its mother or vice-versa has not been heard as was recorded in the case of the Uganda kob (LEUTHOLD 1967) and the waterbuck (SPINAGE 1969). The activity bond of the lamb which now starts when visited by its mother, is composed of the following: it is cleaned with thoroughness and nursed and jumps and walks around. This activity lasts not longer than 10–30 minutes. During all this the ♀ remains in the same position in a watchful posture.

After this period of activity, the lamb turned away from the mother and looked for a suitable hiding place, usually 3–10 m away from the ♀, and lied down. The ♀ remained at the same place and stared at the spot where it disappeared; then she started ruminating or grazing and bedded down as well or else walked slowly some meters away, grazing and watching. After this she lied down and rested until it got dark. The distance between her and the lamb was about 5–25 m as in the morning.

Other observations of lambs that were a little bit older (1–2 months) showed the same activity of the young one, starting only with the arrival of the ♀. Therefore it is supposed to be the fundamental behaviour pattern during the hiding period, with this one difference: in autumn, lambs were active in the morning and after sunset; (fig. 3, 21. 6.). Lambs in December were active in the early afternoon.

During night time an other meeting must have taken place between mother and L1 regularly, because in the next morning the lamb was always found in a new place

### Tagesaktivität ♀-Kitz

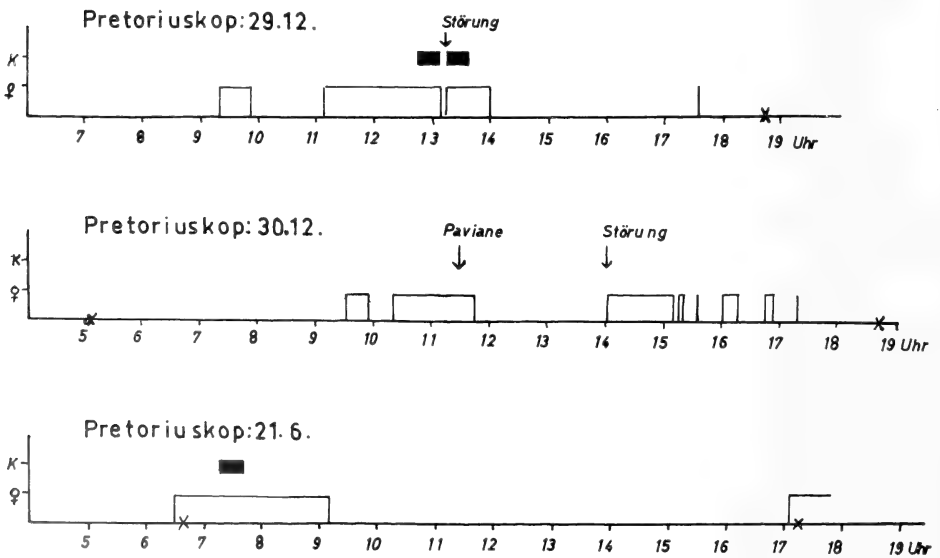


Fig. 3. Daily-activity of ♀ and very young lamb (K) (black: activity of fawn, Störung: disturbance, Paviane: baboons x sunrise, sunset)

15–60 m away from the previous one. Within 5 days 150 m were covered. The same hiding place was never used twice.

Until they are 2 month old all lambs seem to leave their hiding place only after the ♀ has arrived (“festes Abliegen”). Later it happens frequently that they graze with their mother (fig. 4), but after grazing or when alarmed (avoidance of predators, see below), they still hide themselves deliberately, and the ♀

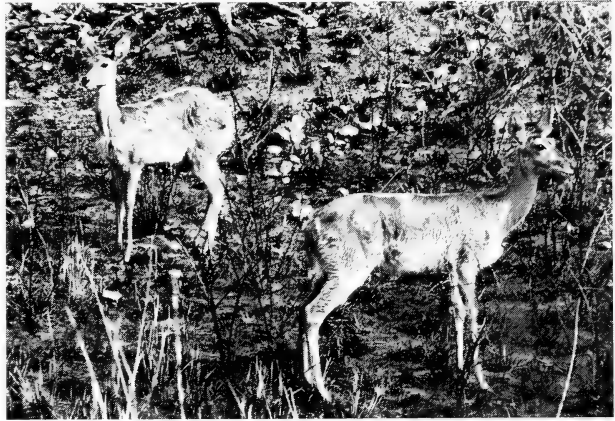


Fig. 4. Mother-family on burnt veld, lamb about 4 months old

takes up her resting place nearby (40–150 m). About 4 months after the birth of the lamb, the ♀ and the lamb (mother-family, see above) join the ♂ (JUNGIUS 1970) and form the so-called ♂-mother-family (see above). Even now the lamb still partly keeps to his hiding habits and leaves the ♂ and ♀ when bedding down. I have repeatedly observed that young ones start resting earlier than the adults and also appear later (20–30 minutes) in the evening, when ♂ and ♀ are already feeding.

As they grow up (3–4 months) behaviour regarding “Abliegen” changes. The lamb not only hides but also gets up independently. More than once it has been observed that the ♀ returned to her resting lamb and started grazing 10–30 m away, constantly observed by the young one. As mentioned above, the lamb got up after at least 30 minutes and ran up to the ♀. Sometimes a greeting ceremony took place (JUNGIUS 1970) but often the lamb started grazing near the ♀ without taking any particular notice of her presence.

### 3. Grooming behaviour

The first action of the ♀ after having approached the resting lamb is licking. This starts at the anus (fig. 5 B) during which the lamb stands immobile with its tail twisted up; then the ♀ continues licking it, progressing from the back to the flanks and then to the head (fig. 5 C), after this she sometimes starts at the anus again. The whole ceremony can last about 8 minutes, at intervals of 1–2½ minutes and at any time during this period of activity.

The first licking period just after ♀ and lamb have met is the longest and is carried out most carefully. Licking stops only when the lamb starts to suckle or to walk around. It may happen that the ♀ follows still continuing to lick its anus, which makes it stop and twist up its tail again. During nursing, licking of the anus or of the body may occur as well, but this is only of short duration.

The significance of this anal-licking by the ♀ has already been stated by HEDIGER (1949). According to him, this stimulus is necessary during the first weeks of life to effect urination and defecation in the lamb. The first autonomous performance of grooming behaviour has been observed in lambs about 2 weeks old. It consisted in licking of flanks and back.

It seems that lambs older than 4 months are only cleaned after the ♀ has been animated. For that purpose the young one walks to the ♀ and touches her nose or the sides of her muzzle with its nose. Then it presents that part of the body which it wants

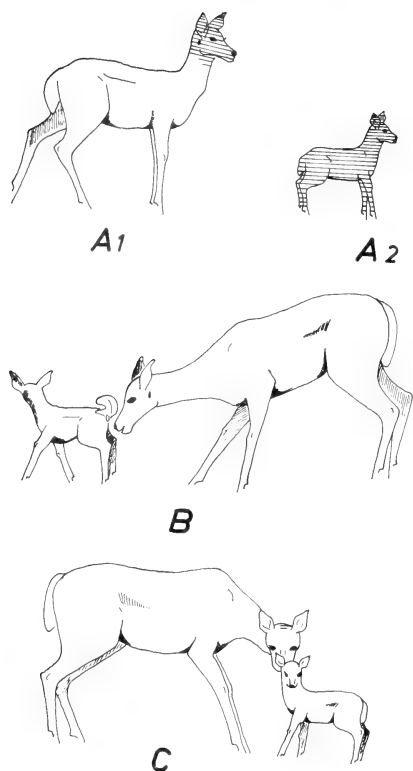


Fig. 5. Grooming behaviour: A1, A2. hatched parts are groomed by the ♀, B. licking of the anus, C. licking of the body

Time of observation: 4.30 a. m. — 6.30 p. m. (14 hours). The ♀ tried twice to visit the lamb. Once it was disturbed by baboons, another time it was alarmed by something unidentified. As a result she always grazed around the hidingplace of the lamb but did not approach and establish contact.

If no disturbance occurred, a single nursing period took place around noon. After the lamb had been licked by its mother and after it had run around for a while, it went to the ♀, put its head under her belly and found the udder at once, without being pushed or nosed into the sucking position. The young reedbuck suckles calmly and continuously in a standing position, not kneeling down. The duration of suckling varied from  $2\frac{1}{2}$ – $4\frac{1}{2}$  minutes.

*Comparison with other species:* Observations on the nursing behaviour except the waterbuck (SPINAGE 1969) do not exist for species closely related to the reedbuck. A comparison with fawns of the roe deer (BUBENIK 1965), red deer, the waterbuck (SPINAGE, 1969) and other antelopes show that this is an extraordinarily long period of nursing.

In the fawn of the roe deer 9–11 nursing periods occur within 24 hours, and 4–6 periods during day-time. The suckling periods are very short and last about 30 seconds; thus the whole period of food intake is 2–3 minutes per day. In the red deer there is a different behaviour pattern, corresponding to some degree with that of the reedbuck. Between two to four weeks after birth, 6 periods of sucking, lasting altogether about 600 seconds, have been observed in 24 hours. The ♀ did not allow nursing of the calf

to be cleaned, either the head or the ears (fig. 5 A 1). Thereupon the ♀ starts licking the head very carefully and sometimes the neck as well. The ears are licked inside or outside or cleaned by the mother's rapidly nibbling incisors; sometimes they are taken into the mother's mouth and then pulled through between incisors and upper jaw by the mother throwing back her head (up to 5 times). If the ♀ stops before the lamb is satisfied, the latter lifts its head with its nose pointing upwards and the ♀ continues. This behaviour pattern seems to be wide spread in ungulates, because it has also been observed by KURT (1968) in the roe deer. After 6–8 months the young animal usually masters the technique of scratching its muzzle, cheeks and ears with the hoof of a hindleg and thus all further assistance by the ♀ is unnecessary.

#### 4. Nursing

When the lamb (L 1) was just a few weeks old, (8–14 days), only a single diurnal nursing took place (observation from sunrise to sunset).

One observation proved that it may go a whole day without being nursed.

Observation No. 4; 30. 12. 1967 Pretoriuskop (fig. 3).



at any time but only during certain periods of the day and during the night. The calves nursed for periods of 1–3 minutes. In daytime the nursing period was longer than during the night.

WALTHER (1968) noted 3–5 periods of sucking in the *Grant's gazelle* during 24 hours of field observation. During day time the young ones nursed at intervals in the morning, during noon and in the evening. The duration of each period varied from 30 sec. to 5 min. Very long suckling is recorded in the *waterbuck*, (SPINAGE 1969). A 6 months old calf was timed suckling for 9 minutes.

This single diurnal nursing period and the long duration of suckling in the reedbuck lamb, which occurs either in the morning (June) or at noon (December), certainly has to be related to its low activity rate, due to its concealed behaviour ("Abliegen"). This behaviour pattern constitutes essential means of protection for the young animal. Walking around of the ♀ is reduced to a minimum and the infant exposes itself only during a relatively short period and spends the rest of the day in cover.

Suckling has still been observed in lambs 3–4 months old that already grazed with their mother. Frequently the young animal only commenced to nurse when its mother was busy looking around or while she was in a watchful posture. The ♀ either interrupted its nursing by turning away or stepping forward. If she continued watching, the lamb very often succeeded in suckling for about one minute.

#### 5. The behaviour of following in the lamb

During the first weeks after birth the lamb hardly ever follows its mother. If it does follow her, this is just for a very small distance and only takes place when danger forces the ♀ to move into an other area. A complete change of this behaviour is accomplished as the lamb gets older and as behaviour of hiding ("Abliegen") disappears (see right). During the first weeks of its life the lamb left its mother to hide itself in dense cover, but as it gets older it starts to follow her. The young reedbuck does not follow continuously, at a certain distance, but at intervals. The young animal waits until its mother has advanced for about 15–30 m and then follows at a canter and stops 1–2 m in front of her or beside her. If the ♀ has passed by again and sets up a distance of more than 15 m between herself and her lamb, the latter follows once more. The lamb follows without invitation of the mother. As the reedbuck gets older (about 8 months) this behaviour is gradually lost and it happens more and more often that the young reedbuck walks at the same pace as its ♀, either following at her side or diagonally behind. At this age it also happens that young reedbuck join other ♀♀ or families (fig. 6). They graze, drink, rest and move around with them. Conflicts have never been caused by this behaviour and it can be assumed that young



Fig. 6. Mother-family joined by another lamb

reedbuck are also tolerated by other ♂♂ and ♀♀ and are not chased away. This process of following other adults occurs particularly when reedbucks associate in large groups and when many ♀♀ rest with their young ones in a confined area in visual range (JUNGIUS 1970). In the Shawu-vleis it was very common for lambs of about 6 months to join other ♀♀ or families on burned areas during winter-time.

Observation No. 5: A ♀ gets up and moves towards a water hole. After she has walked for 20 m a lamb rises and follows; both pass an other ♀ at a distance of 10 m. The fawn of this second ♀ rises and joins them (fig. 6) while the ♀ remains lying down. All 3 approach the water and drink; then they return the same way, the 2nd lamb following behind. When passing the ♀, this lamb leaves the others and lays down beside her. The ♀ shows no reaction.

A group composition like this can exist for a whole day.

### 6. Avoidance of predators

In the "Nachfolger" (see above), which also could be called "nidifogous" (as in birds), the nervous system and the organs for movement are usually well developed and the young ones are able to follow their mother shortly after parturition, as for instance in the wildebeest (TALBOT & TALBOT 1963), (nidifogous young in mammals, PORTMANN 1953). On the other hand these physical abilities develop only very slowly in the "Ablieger" (see above) or "nidicolous" young.

The reedbuck that grows up in the cover of tall grass does not possess the skill and speed to escape its enemies during the first weeks of its life. Favoured by its habits and due to its concealment discipline its best means of survival appears to be avoiding detection by remaining immobile during the day and motionless when danger is near or pressing itself as close to the ground as possible so that less of it is visible. This hiding instinct is so much a part of the young animal's behaviour pattern that it does not run far if an enemy approaches within the distance (5 m for a human), which releases the flight reaction (HEDIGER 1934). In a clumsy canter it heads for the next cover and hides again. Older lambs (about 3 months) also run only as far as the next cover into which they disappear, although they are able to escape at considerable speed. This typical flight pattern of the young becomes evident when lamb and ♀ are alarmed together. The ♀ will escape with great leaps, while the young one lies down where it is and skulks or else runs only as far as the nearest cover where it hides.

Similar behaviour is also known in other "Ablieger", for instance puku and lechwe (DE VOS et al. 1966). In the waterbuck I was able to observe this myself:

Observation No. 6: A waterbuck calf was together with 2 ♀♀. When approached, the ♀♀ ran away as did the calf, but only for 8 m and in a different direction, disappearing into thick cover. Here it lay down with its head upon the ground and its legs placed under the belly ready to jump up. When approached to within about 3 m it bounded up and ran slowly for about 30 m heading for a bush thicket at a clumsy canter, where it hid again.

If a reedbuck lamb runs away for a short distance with its parents it can happen that it runs in front "flagging" its tail (tail twisted up), behaviour which has never been observed in adults. This seems to be not the execution of a flight releasing signal, but an expression of excitement, as it is also performed in play (JUNGIUS 1970). If panicked by its enemies or if scared by something else, the lamb may utter a bleating sound of distress or of fear which calls in the ♀ immediately if she is in the vicinity, releasing her protective instinct. In L1 this behaviour has been observed three times. The example below may elucidate this defence reaction:

Observation No. 7: 30. 12. 1967 Pretoriuskop. The ♀ walks to the water hole and is about 200 m away from the hiding place of her offspring. When she hears the noise of baboons in the distance, she stops, faces into that direction and runs straight back. Near the lamb she starts walking and approaches with caution until she is 10 m away from its hiding place; here she

stops and looks around. When she notices that the baboons have passed by she starts grazing and 6 minutes later lies down.

On January 1st an encounter took place between this lamb and baboons in the course of which the young reedbuck was killed.

Observation No. 8: Pretoriuskop

10.00 ♀ rests 150 m away from the lamb.

12.40 Baboons approach the hiding place of the lamb; the ♀ gets up, the lamb bleats twice and the ♀ runs to where it is and rushes into the middle of the baboons. Some baboons withdraw from the reedbuck. When the ♀ begins chasing by galloping towards them, some escape into trees, while those which were further away withdraw and leave the ♀ alone. She continues to pursue all baboons within a radius of about 30 m and chases them up into trees. This lasts until 12.50. From now on she concentrates only on those sitting in 3 trees (4, 6, 5 animals) in the immediate vicinity (15—30 m) of the hiding place. The ♀ patrols from one tree to another and attempts to prevent the baboons from leaving them. But as soon as she turns away from a tree, some of the baboons try to climb down. If they succeed before the ♀ noticed their intention, they run away very quickly. Thereupon the ♀ returns and looks up into the tree and the remaining baboons climb up again.

13.30 The last of the baboons manages to escape.

14.00 All baboons return from the same direction, the ♀ starts chasing them again.

14.25 All of them have left; the ♀ restlessly moves too and fro.

14.28 ♀ lies down.

During this whole action the ♀ was not attacked once. But despite this, one of the baboons must have managed to catch and kill the lamb. I found it only the next morning, 25 m away from its hiding place of the day before; the head was smashed and everywhere typical feeding marks of baboons could be found.

A similar defensive action by a reedbuck ♀ has been described by MILLAR (1899): A dog flushed a reedbuck lamb and chased it. When the dog was about to catch it, the lamb bleated. The ♀, which was resting 180 m away, got up, looked around and ran out to help her offspring. She passed the dog, jumped over it and kicked at it with her hindlegs. As a result the dog stopped the chase and ♀ and the lamb escaped.

Here as well as in the observation made above, the ♀ arrived when called by the lamb. A similar behaviour of boldness and aggression is also recorded for a waterbuck ♀ by SPINAGE (1969). So far it is not known from other species more closely related to the reedbuck such as lechwe and puku (DE VOS et al. 1966). A thorough investigation on the defence reaction of the ♀ caused by the call of her fawn has been carried out by KURT (1968), in a study on the roe deer. KURT worked with sound-recordings which he played back to different ♀♀. He found out that the reaction of the ♀ to the call of the fawn is an innate releasing mechanism (IRM), which becomes only effective after parturition. The relation between the call of distress or fright and the mother's own fawn is only learnt later.

In connection with the concealment activity of the young and the avoidance of predators, it has been mentioned again and again that it is difficult for carnivores to detect hiding lambs, because they have no scent of their own. But BUBENIK (1965) proved that dogs are able to discover fawns of the roe deer during the first weeks after birth. Moreover, one must realise that during nursing saliva and milk are mixed and rubbed into the fur, where they produce a scent. Furthermore the fawn is licked thoroughly by its mother and thus comes into close contact with the odour of her body. It thus seems questionable to assert that a fawn has no scent of its own. It is more likely to be the case that a fawn's scent is reduced due to a certain behaviour pattern:

a. during the first weeks of its life the fawn requires the active stimulus of licking by its mother before it can urinate or defecate. In doing so, all faeces that would leave a very strong scent are devoured by its mother (cit. above).

- b. In order to hide, the fawn leaves its mother and her scent track, thus preventing a great deal of her scent from being carried into its hiding place.
- c. The same hiding place is never used twice.

### 7. Disruption of the bond between mother and lamb

The mother starts to reject the yearling a few days before she gives birth to a new fawn (see above). After being separated from the ♀, the yearling does not leave the territory at once. During the first days or weeks it may stay alone but then sometimes associates with the ♂ for a while. Yearlings ♂♂ stay with the ♂-♀-family (fig. 2) until an age of 2–2½ years (JUNGIOUS 1970). Then they leave the family unit due to the increasing aggression of the adult ♂. Heavy fighting has never been observed, but there is a permanent belligerence between them both. If vigorous pushing started, the yearling ♂ usually adopted a submissive gesture very soon and jumped away. Pursuit or chasing has not been observed. If a yearling ♂ has been driven out of the parental territory, he starts to establish his own territory at an age of about 3 years, sometimes already with a ♀. Occasionally he also takes over the territory of another ♂ that has been killed. Bachelor herds are not established (unlike waterbuck, impala etc.).

The yearling ♀ leaves the parental territory much earlier than the yearling ♂. As early as the age of 1½–2½ years she lives together with a territorial ♂. It has not been observed if the yearling ♀ leaves the territory of her parents of her own will or if she is driven away by her new mate.

If a ♀ does not succeed in raising her newborn-fawn (for example ♀ of L1), she is joined again by her lamb of the previous year. This is true for yearling ♂♂; yearling ♀♀ still leave the parental territory.

### Summary

- I. Mating behaviour in the reedbuck consists of 3 different sequences: 1. Premating behaviour, 2. Mounting and copulation, 3. Postcopulatory behaviour.
  1. The ♂ approaches a ♀ with lowered head and sniffs at her anal region. Thereupon the ♀ mostly adopts a submissive position and jumps away. If she urinates, the ♀ performs the "Flehmen"-posture. If the ♀ moves repeatedly a few steps forward, the ♂ follows and finally mounts her.
  2. Mounting can be repeated frequently and usually terminates in copulation. During the phases 1 und 2 chasing and "Laufschlag" did not occur.
  3. After copulation both are very quiet.

Comparison with other antelopes: Mating behaviour in the reedbuck seems to be relatively uncomplicated in comparison to other Reduncini. There are similarities with the Reduncini in phase 1 and in mounting (phase 2). In this the Reduncini differ from other species. A highly ritualized postcopulatory behaviour does not occur in the reedbuck.
- II. The reedbuck does not have a strict breeding season. Most of the lambs are born between December and May. The explanation for this might include the following:
  1. The appearance of so-called "Ersatzbrunft" (coming into heat out of the normal rutting season, after a young lamb has been lost).
  2. Young ♀♀ reach maturity at different times.
  3. Extension or abridgement of the gestation period.
- III. Heavily pregnant ♀♀ leave the family unit and give birth in isolation. The lambs belong to the so-called "Ablieger" (concealment activity). Only a single diurnal visit to the fawn by the mother (10–30 minutes) took place for nursing and cleaning. Strict concealment behaviour or hiding seems to last for 2 months; later the lamb frequently grazes with its mother but still keeps to its hiding activity. While growing older the lamb starts to follow its mother. In young fawns as well as in older ones (about 3 months) "abliegen" is an important factor in avoiding predators. When in danger the lamb utters a call of distress which can release a protective action in the ♀. The ♀-child bond is disrupted a few days before the ♀ gives birth to a new fawn, but can continue longer if the new one dies early.

## Zusammenfassung

- I. Das Paarungsverhalten des Riedbocks kann in 3 Phasen gegliedert werden: 1. Finden der Geschlechter, 2. Aufreiten und Kopulation, 3. Verhalten nach der Kopulation.
  1. Der ♂ nähert sich einem ♀ mit vorgestrecktem Hals und schnuppert an ihrer Analregion. Darauf reagiert das ♀ mit Demutstellung und springt weg. Uriniert das ♀, flehnt der ♂. Weicht das ♀ dem ♂ wiederholt nur einige Schritte aus, folgt dieser und reitet auf.
  2. Aufreiten erfolgt mit erhobenem Kopf und kann mehrmals wiederholt werden. Heftiges Jagen und Treiben, sowie Laufschlag, wurden nicht beobachtet.
  3. Nach der Kopulation verhält sich der Riedbock ausgesprochen ruhig. Vergleich mit anderen Antilopen: Das Paarungsverhalten des Riedbocks ist weniger reich gegliedert als das anderer Reduncini. Gemeinsamkeiten bestehen mit den Reduncini in der Phase 1 und 2. Dadurch grenzen sich diese deutlich von anderen Gruppen ab. Ein hochritualisiertes post-kopulatives Verhalten fehlt den Riedböcken.
- II. Riedböcke haben keine feste Setzzeit. Die meisten Kitze werden zwischen Dezember und Mai geboren. Eine Erklärung für diese Erscheinung können folgende Beobachtungen sein: Das Auftreten von Folgebrunften (nach dem frühen Verlust eines Kitzes), unterschiedliches Erlangen der Geschlechtsreife bei jungen ♀♀ und eventuell Verkürzung oder Verlängerung der Tragezeit.
- III. Hochtragende ♀♀ verlassen den Familienverband und setzen in abgelegenen Gebieten. Die Kitze gehören zum Abliegetyp. Einmal im Laufe des Tages sucht das ♀ ihr Kitz für 10—30 Minuten auf, um es zu nähren und zu putzen. Festes Abliegen scheint 2 Monate zu gelten, danach äsen ♀ und Kitz häufig zusammen, das Kitz behält aber noch sein Abliegeverhalten bei. Erst mit zunehmendem Alter folgen die Kitze ihren Müttern nach. Bei jüngeren Kitzen und auch bei älteren (um 3 Monate) spielt das Abliegen einen wesentlichen Faktor beim Vermeiden von Feinden. Bei starker Bedrängnis geben die Kitze einen Notruf von sich, der eine Verteidigungsreaktion des ♀ auslösen kann. Die ♀-Kitz-Verbindung löst sich kurz vor dem Setzen eines neuen Kitzes, kann aber länger anhalten, wenn dieses Kitz früh umkommt.

## Literatur

- ALTMANN, M. (1956): Patterns of herd behaviour in free-ranging elk of Wyoming, *Cervus canadensis nelsoni*, *Zoologica* **41**, 65—71.
- ALVERDES, F. (1925): *Tiersoziologie, Forschungen zur Völkerpsychologie und Soziologie*, Bd. 1, Leipzig.
- ASDELL, S. A. (1946): *Patterns of mammalian reproduction*, London.
- BACKHAUS, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen. *Zuchthyg.* **2**, 281—293.
- BRAND, D. J. (1963): Records of mammals bred in the National Zoological Gardens of South Africa during the period 1908—1960. *Proc. Zool. Soc. London*, Vol. 140, part 4, 617—659.
- BREHM, A. (1930): *Die Säugetiere*, Bd. 4.
- BROOKS, A. C. (1961): A study of the Thomson's gazelle (*Gazella thomsonii* Gunther) in Tanganyika. Her Majesty's Stationery Office, London, 147.
- BUBENIK, A. B. (1965): Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- (*Capreolus capreolus* L.) und des Rotwildes (*Cervus elaphus*). *Z. Säugetierkunde* **30**, 65—128.
- BUECHNER, H. K., and SCHLOETH, R. (1965): Ceremonial mating behaviour in Uganda kob (*Adenota Kob thomasi* Neumann). *Z. f. Tierpsychol.* **22**, 209—225.
- DE VOS, A., and DOWSETT, R. J. (1966): The behaviour and population structure in 3 species of the genus *Kobus*. *Mammalia* **30**, 30—55.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1966): Ethologie, die Biologie des Verhaltens. *Handbuch der Biologie II*, 341—559.
- ESTES, R. D. (1967): The comparative behaviour of Grant's and Thomson's gazelles. *Journal of Mammalogy*, **48**, No. 2, 189—209.
- FAIRALL, N. (1968): The reproductive seasons of some mammals in the Krüger National Park. *Zoologica Africana* Vol. 3 No. 2, 189—210.
- HEDIGER, H. (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. *Biol. Zbl.* Vol. 54, No. 1 und 2.
- (1944): Die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wildtieren. *Schweiz. Zz. Psychol.* Vol. 3, 170—172.
- JUNGUIS, H. (1970): The biology of the reedbuck (*Redunca arundinum* Boddaert, 1785) *Mammalia depicta*, in press.

- KENNETH, I. H. (1943): Gestation periods, Edinburgh.
- KILEY-WORTHINGTON, M. (1965): The Waterbuck (*Kobus defassa* Rüppel, 1835 and *K. ellepsi-prymnus*, Ogilby, 1833) in East Africa. *Mammalia* 29, 177—204.
- KIRBY, F. V. (1896): In haunts of wild game. Edinburgh & London.
- KURT, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) *Mammalia depicta*. Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- LEUTHOLD, W. (1967): Beobachtungen zum Jugendverhalten von Kob-Antilopen. *Z. Säugetierkunde* 32, 59—63.
- MILLAR, A. D. (1899): An antelope protecting its young. *The Zoologist* 3, 46.
- PORTMANN, A. (1953): Das Tier als soziales Wesen. Zürich.
- PRELL, H. (1937): Über Tragzeitprobleme bei einheimischen Jagdtieren. *Tharandter Forstl. Jb.* Bd. 88, H. 11, 921—944.
- (1938): Die Tragzeit des Rehes. *Z. Züchtungskunde* 13, 9, 325—345.
- REMANE, A. (1960): Das soziale Leben der Tiere. Rowohlt's deutsche Enzyklopädie 97.
- ROBINETTE, W. L., and CHILD, G. F. T. (1964): Notes on the biology of the Lechwe (*Kobus leche*). Puku, Vol. 2 Lusaka, 84—117.
- RUE, L. L. (1962): The world of the white-tailed deer. J. B. Lippincott Comp. Philadelphia, New York.
- SCHENKEL, R. (1966): On zoiology and behaviour in Impala (*Aepyceros melampus suara* Matschie). *Z. Säugetierkunde* 31, 177—205.
- SCHNEIDER, K. M. (1930—1934): Das Flehmen 1. Teil *Zool. G. N. F.* 3, 183—198; 2. Teil *Zool. G. N. F.* 4, 349—364; 3. Teil *Zool. G. N. F.* 5, 200—226; 4. Teil *Zool. G. N. F.* 6, 287—297; 5. Teil *Zool. G. N. F.* 7, 183—201.
- SPINAGE, C. A. (1969): Naturalistic observations on the reproductive and maternal behaviour of the Uganda defassa waterbuck, *Kobus defassa ugandae* Neumann. *Z. Tierpsychol.* 26, 1, 39—47.
- STEVENSON-HAMILTON, J. (1947): *Wildlife in South Africa*. London.
- TALBOT, L. M. and TALBOT, M. H. (1963): The Wildebeest in Western Masailand East Africa. *Wildlife Monographs* No. 12.
- TINBERGEN, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden“. *Z. Tierpsychol.* 16, 631—665.
- (1967): *Tiere untereinander, Formen sozialen Zusammenlebens*. Berlin und Hamburg.
- VERSEY-FITZGERALD, D. F. (1959): The dance of the Bohor Reedbuck. "Wildlife", Nairobi Vol. 1 No. 3, 7—8.
- WALTHER, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. *Z. Tierpsychol.* 15, 340—380.
- (1964): Verhaltensstudie an der Gattung *Tragelaphus* in Gefangenschaft. *Z. Tierpsychol.* 21, 393—467.
- (1965): Verhaltensstudie an der Grantgazelle im Ngorongoro-Krater. *Z. Tierpsychol.* 22, 167—208.
- (1968): Verhalten der Gazellen. *Neue Brehmbücherei* 373.
- WILHELM, J. H. (1933): Das Wild des Okavangogebietes und des Caprivizipfels. *J. S. W. Af. sci. Soc.* 6, 51—74.
- ZUCKERMAN, S. (1953): The breeding seasons of mammals in captivity. *Proc. Zool. Soc. London* 122, 827—950.

*Author's address:* Dr. HARTMUT JUNGIOUS, Institut für Haustierkunde, 23 Kiel, Neue Universität

# Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland)

VON HANS REICHSTEIN

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel

Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 7. 4. 1970

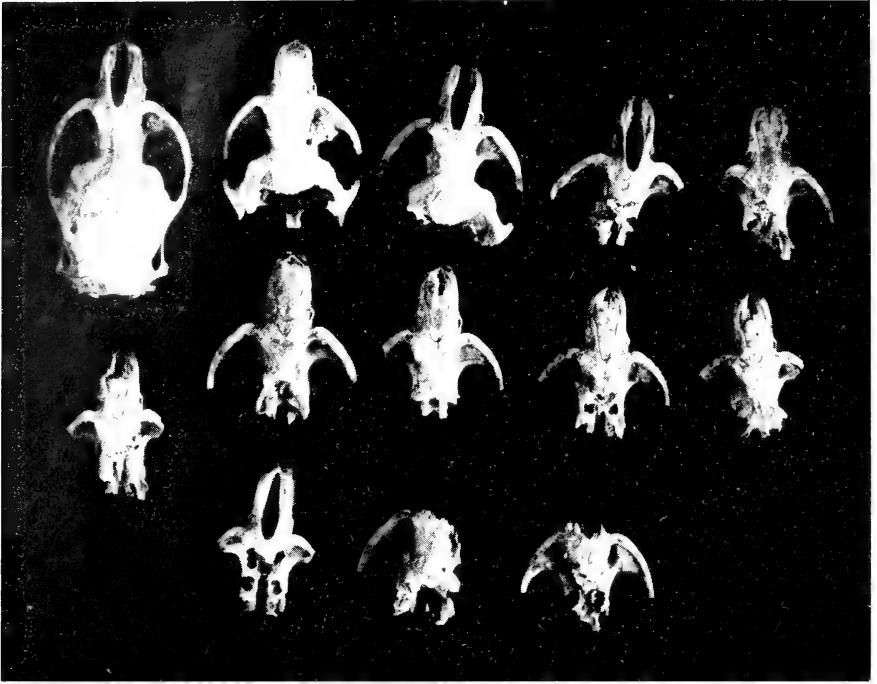
Bei Ausgrabungsarbeiten an der frühmittelalterlichen Warftsiedlung Elisenhof bei Tönning<sup>1</sup> (Halbinsel Eiderstedt, Westküste Schleswig-Holsteins) wurden neben zahlreichen Knochen von Wild- und Haustieren auch Reste von Mäuseskeletten geborgen. Dieser Fund ist aus tiergeographischer Sicht insofern bedeutsam, als er ausschließlich aus Schädel- und Skelettfragmenten der Nordischen Wühlmaus besteht, einer Wühlmausart, deren Vorkommen in Schleswig-Holstein (wie weiter unten darzulegen sein wird) heute wohl als erloschen anzusehen ist, deren frühgeschichtliches Auftreten im nördlichsten Teile Deutschlands auf der Cimbrischen Halbinsel mit dem vorliegenden Funde jedoch erneut erwiesen ist. Schon REQUATE (1955) hat diese Art in wikingerzeitlichen Siedlungsschichten (ca. 4. Jh. n. Chr.) auf der Insel Föhr (Nordsee) nachweisen können. Nach mündl. Mitteilung von Herrn Dr. BANTELMANN (Schleswig) stammt das Elisenhofer Material aus dem 8. bis 11. Jahrhundert.

## Material

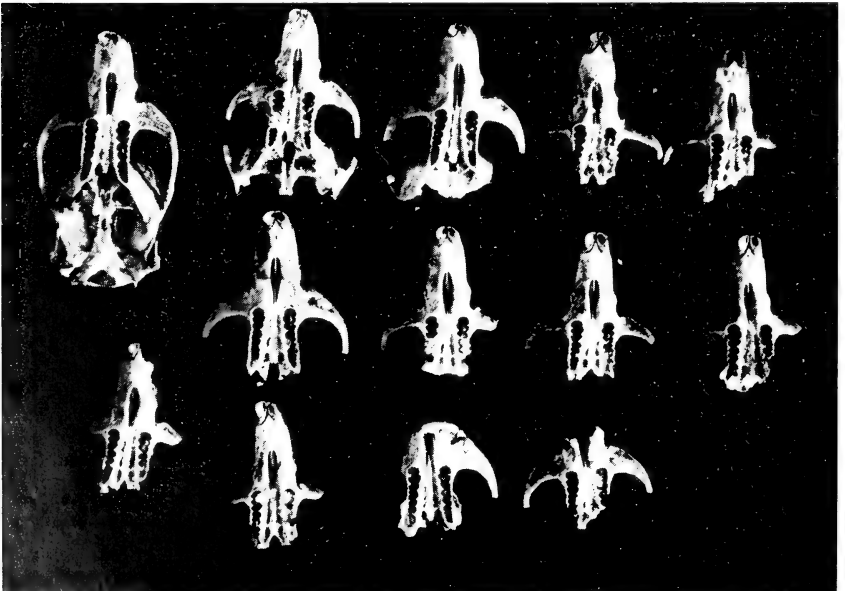
Die Wühlmausfragmente wurden vorwiegend in Brunnenschächten gefunden, die in größerer Zahl in der Siedlung zur Versorgung der Bevölkerung mit Süßwasser angelegt waren. Reste eines Tieres befanden sich im Geflecht einer Hauswand. Der Erhaltungszustand der Schädel läßt kaum einen Zweifel darüber aufkommen, daß uns hier die Nahrungsreste von Eulen vorliegen. Jeder mit Gewöllanalysen Vertraute wird die in Abb. 1 und 2 dargestellten Fragmente unschwer als „Gewöllschädel“ ansprechen können. Insgesamt liegen folgende Wühlmausreste vor: Oberkiefer 18, Unterkiefer 20 li + 17 re, OK-Molaren M1 18 li + 13 re, M2 16 li + 14 re, M3 8 li + 11 re; UK-Molaren M1 18 li + 17 re, M2 16 li + 14 re, M3 6 li + 7 re; Scapulae 1 li + 1 re, Ulnae 2 li + 1 re, Pelves 2 li + 4 re, Femora 6 li + 4 re. Die Zugehörigkeit des gesamten Materials zu *Microtus oeconomus* (mindestens 20 Individuen, gemessen an der Zahl der linken UK-Fragmente) darf auf Grund des Kaulflächenmusters der Unterkiefer- M1 als erwiesen angesehen werden, es sei denn, man läßt offen, ob nicht einige der artlich nicht bestimmbar, stark fragmentären Oberkiefer einer Feld- oder Erdmaus angehören.

Zwecks Vergleich der Elisenhofer Tiere mit rezenten Formen werden Nordische Wühlmäuse aus den Niederlanden (*M. oec. arenicola*) und aus Norddeutschland (*M. oec. stimmingi*) herangezogen. Dieses Material stammt aus den Säugetierabteilungen der folgenden Museen: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/M. und Zoologisches Museum Berlin. Den Herren Dr. A. M. HUSSON, Dr. H. FELTEN und Prof. Dr. G. H. W. STEIN bin ich für Überlassung von Material zu Dank verbunden. Zu danken habe ich auch den folgenden Herren, die mir bei Beschaffung von Gewöll-

<sup>1</sup> Die unter der Leitung von Herrn Dr. BANTELMANN stehenden Grabungen (Landesmuseum für Vor- und Frühgeschichte, Schloß Gottorf, Schleswig) begannen 1957. Für Materialüberlassung danke ich Herrn BANTELMANN vielmals.



*Abb. 1.* Schädelreste der Nordischen Wühlmaus. Herkunft: frühmittelalterliche Siedlung Elisenhof (Westküste Schleswig-Holstein bei Tönning)



*Abb. 2.* Dieselben Schädel wie in Abb. 1, von ventral



material zwecks Studium der gegenwärtigen Verbreitung von *M. oeconomus* in Schleswig-Holstein behilflich waren: BEHMANN (Kiel), BÖHME (Kiel), ELLENBERG (Kiel), LÜTHJE (Kiel), MURBACH (Föhr), PUCHSTEIN (Bad Segeberg), REISE (Flensburg), SCHLENKER (Kiel) und ZACHAU (Flensburg). Zur Verfügung stehen mir auch die Ergebnisse von Fallenfängen, die in verschiedenen Gebieten Schleswig-Holsteins zwischen 1962 und 1969 durchgeführt wurden und in deren Verläufe über 2000 Kleinsäuger in 14 verschiedenen Arten erbeutet werden konnten.

## Die Größe der Elisenhofer Tiere

Über die Größe dieser frühgeschichtlichen Wühlmäuse lassen sich wegen des fragmentarischen Zustandes ihrer Schädel nur bescheidene Angaben machen. Hinzu kommen die bekannten Schwierigkeiten, die bei Wühlmäusen einer Altersgliederung — also einer Erfassung nur erwachsener Individuen — entgegenstehen. In Tab. 1 sind Maßangaben jener Schädel aufgeführt, die einen nicht mehr ausgesprochen jugendlichen Charakter haben (Vereinigungsgrad der Interorbital-Cristae). Tab. 2 enthält die Längenmaße aller Backenzähne.

Vergleicht man die in Tab. 1 befindlichen Daten mit einigen verfügbaren Angaben für rezente Populationen aus Norddeutschland und Polen (*M. oec. stimmingi*), aus den Niederlanden (*M. oec. arenicola*) und Zentraleuropa (*M. oec. mehelyi*), so wird deutlich, daß die vorliegenden Nordischen Wühlmäuse aus Elisenhof verhältnismäßig groß waren. Das zeigt in jedem Falle der einzige noch gut erhaltene Schädel, dessen CB-Länge 29,0 mm beträgt. Er liegt damit an der oberen Grenze der Variabilität norddeutscher und niederländischer Populationen, geben doch WIJNGAARDEN und ZIMMERMANN (1965) für 122 *M. oec. stimmingi* 29,0 mm und für 59 *M. oec. arenicola* ebenfalls

Tabelle 1

### Schädelmaße (in mm) frühmittelalterlicher *Microtus oeconomus* aus der Warftsiedlung Elisenhof

Nr.	CB-Länge	Länge der oberen Molaren	Diastema-Länge	Länge der For. incisiva	Interorbital-Breite	Unterkiefer-Länge	Länge der unteren Molaren
1	29.0	7.3	8.5	5.0	3.9	18.5	7.2
2	—	7.0	9.2	5.3	3.9	—	7.0
3	—	7.0	8.0	4.6	3.6	—	—
4	—	6.8	8.6	5.3	4.0	—	—
5	—	—	8.6	5.2	3.9	—	—
6	—	7.2	8.5	5.0	—	—	—
7	—	—	8.4	5.1	—	—	—
8	—	—	8.3	4.5	3.8	—	—
9	—	—	8.6	—	—	—	—
10	—	—	9.1	5.5	—	—	—
11	—	—	8.3	4.9	—	—	—
12	—	—	8.4	4.6	4.0	—	—
13	—	—	—	4.8	—	—	—
14	—	6.4	—	—	3.7	—	—
15	—	6.6	—	—	3.7	—	—
16	—	—	—	—	—	18.5	6.7
17	—	—	—	—	—	18.0	—
18	—	—	—	—	—	17.4	—
19	—	—	—	—	—	17.4	—
20	—	—	—	—	—	—	7.0
21	—	—	—	—	—	—	7.1
22	—	—	—	—	—	—	6.7

29,0 mm als Maximalwert an! Auch WASILEWSKI (1956) fand unter 106 polnischen *M. oec. stimmingi* nur einmal diesen Höchstwert.

Nur die größere pannonische Unterart *M. oec. mehelyi* erreicht ein CB-Längen-Maximum von 30,5 mm (BAUER 1953, KRATOCHVIL u. ROSICKY 1955).

Zieht man für einen Größenvergleich andere, am Gewölmmaterial häufiger faßbare Maße heran, dann erweisen sich die frühmittelalterlichen Wühlmäuse ebenfalls als vergleichsweise großwüchsige Tiere. Das trifft z. B. für die Diastema-Länge zu, die – wie aus Tab. 3 ersichtlich ist – bei den niederländischen Tieren im Mittel 7,9 mm, bei den norddeutschen 8,2 mm, bei den Elisenhofer Schädeln schließlich 8,5 mm beträgt. Nur die als groß bekannten Nordischen Wühlmäuse aus Österreich, Ungarn und der CSSR erreichen im Durchschnitt gleich hohe oder höhere Werte (EHIK 1953 für Ungarn: 8,3 mm, n = 35; BAUER 1953 für Österreich: 8,5 mm, n = 15; KRATOCHVIL u. ROSICKY 1955 für die CSSR; 9,0 mm, n = 81).

Ein entsprechendes Bild ergibt sich bei Gegenüberstellung der Backenzahlänge des Oberkiefers; auch hier übertreffen die Nordischen Wühlmäuse aus Elisenhof mit 6,9 mm im Durchschnitt die Wühlmäuse aus Norddeutschland und den Niederlanden, für die im Mittel nur 6,6 bzw. 6,5 mm errechnet wurden. In guter Übereinstimmung mit diesen Werten stehen Angaben von WASILEWSKI (1956) für polnische Tiere (6,6 mm, n = 30) und von RÖRIG (1909) für norddeutsche Populationen, die nach Berechnung aus den Originaldaten eine durchschnittliche Molarenlänge im Oberkiefer von 6,5 mm (n = 37) haben.

Auch die Länge der Gaumenspalten ist bei den frühmittelalterlichen *M. oeconomus* aus Schleswig-Holstein größer als bei den rezenten aus den Niederlanden und Norddeutschland (Tab. 3).

Keine Größendifferenzen scheinen dagegen in der Interorbitalbreite zu bestehen (Tab. 3). Gemessen etwa an der Länge der oberen Molaren haben daher die Elisenhofer

Tabelle 2

Länge der Einzelzähne (in mm) von *Microtus oeconomus* aus der frühmittelalterlichen Warftsiedlung Elisenhof

Oberkiefer						Unterkiefer					
M1		M2		M3		M1		M2		M3	
li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	li	re
2.4	2.3	1.9	2.0	2.3	2.2	3.1	3.2	1.7	1.9	1.8	1.9
2.5	2.7	1.9	1.9	2.3	2.3	3.2	3.2	1.8	1.7	1.8	1.7
2.5	2.5	1.8	2.1	2.2	2.0	3.1	3.2	1.7	1.8	1.9	1.9
2.6	2.5	2.0	2.0	2.1	2.0	3.3	3.3	2.0	1.7	1.8	1.8
2.6	2.5	2.0	2.0	2.0	2.2	3.2	3.2	1.8	1.9	1.8	1.9
2.5	2.6	2.0	2.0	2.4	2.2	3.0	2.9	1.8	1.8	1.8	1.8
2.5	2.6	1.8	1.8	2.4	2.2	3.3	3.2	1.7	1.9		1.8
2.5	2.4	1.9	1.9	2.2	2.3	3.3	3.0	1.8	2.0		
2.6	2.4	2.0	2.1		2.4	3.2	3.0	1.9	1.8		
2.6	2.4	2.0	2.0		2.4	3.0	3.2	1.8	1.7		
2.4	2.6	2.0	2.0		2.2	3.1	3.0	1.8	1.7		
2.4	2.5	2.0	2.1			3.0	3.3	1.9	1.9		
2.4	2.6	2.0	1.9			3.1	3.1	1.9	1.8		
2.5		2.0	2.0			3.2	3.0	1.9	1.7		
2.5		1.9				3.0	3.3	1.7			
2.6		2.0				3.0	3.3	1.9			
2.5						3.0	3.0				
2.7						3.1					

Tabelle 3

Schädelmaße Elisenhofer, norddeutscher und niederländischer *Microtus oeconomus*

Schädelmaß	Herkunft	n	Var.-Breite	$\bar{x} \pm m$
Diastema-Länge	Elisenhof	12	8.0 — 9.2	8.5 $\pm$ 0.09
	Norddeutschland	61	7.3 — 8.8	8.2 $\pm$ 0.05
	Niederlande	84	7.0 — 8.6	7.9 $\pm$ 0.05
Länge der oberen Molaren	Elisenhof	7	6.4 — 7.3	6.9 $\pm$ 0.12
	Norddeutschland	61	6.2 — 7.4	6.6 $\pm$ 0.03
	Niederlande	84	5.9 — 7.1	6.5 $\pm$ 0.03
Länge der Foramina incisiva	Elisenhof	12	4.5 — 5.5	5.0 $\pm$ 0.09
	Norddeutschland	61	4.0 — 5.3	4.7 $\pm$ 0.06
	Niederlande	80	4.0 — 5.5	4.6 $\pm$ 0.05
Interorbital-Breite	Elisenhof	9	3.6 — 4.0	3.8 $\pm$ 0.05
	Norddeutschland	57	3.3 — 4.8	3.7 $\pm$ 0.06
	Niederlande	45	3.4 — 4.8	3.8 $\pm$ 0.07

Tiere einen relativ schmalen Zwischenaugenbereich. Entsprechendes gilt für die große pannonische Unterart *M. oec. mehelyi*, deren Interorbitalbreite ebenfalls nur 3,8 mm ( $n = 19$ ) beträgt (berechnet nach Angaben von BAUER 1953).

Ob die hier aufgezeigten Größendifferenzen, die zwischen rezenten Populationen und den rund 1000 Jahre älteren Tieren des gleichen Gebietes (nördliches Mitteleuropa) bestehen, Ausdruck eines zeitlich stattfindenden Größenwandels sind oder nur die Folge unterschiedlich hoher Populationsdichten (wobei also die Elisenhofer Tiere zufällig aus einem Jahre hoher Siedlungsdichte zu stammen hätten), kann natürlich nicht entschieden werden. Die Materialbasis ist dafür zu schwach. Es sollte jedoch der Gedanke von einem zeitlichen Größenwandel nicht von vornherein verworfen werden, da für *Microtus oeconomus* solche Größenänderungen tatsächlich — wenn auch innerhalb längerer Zeitspannen — nachweisbar wurden, und zwar durch die Erforschung pleistozäner Kleinsäuger. In diesem Zusammenhang schreibt BRUNNER an ZIMMERMANN: „Der Vorläufer von *ratticeps* (*oeconomus*), *Microtus ratticepoides* Hinton (1923), ist von *ratticeps* nur durch geringere Größe unterschieden.“ (ZIMMERMANN 1942). In der Tat gibt BRUNNER für die Länge der unteren Molaren Werte an, die erheblich unter den entsprechenden Werten rezenter Populationen liegen. Dies wird aus nachfolgender Zusammenstellung deutlich (Tab. 4):

### Das Schmelzschlingenmuster des Unterkiefer-M 1

Bei der Bestimmung Nordischer Wühlmäuse aus Eulengewöllern spielt der 1. Backenzahn des Unterkiefers eine maßgebliche Rolle, da das Schmelzschlingenmuster seiner Kaufläche weitgehend arttypisch ist. Gewisse und nur bei extremen Varianten auftretende Ähnlichkeiten mit dem M 1 der Schneemaus lassen Verwechslungen dort möglich erscheinen, wo beide Arten in Gewöllern nebeneinander zu erwarten sind. Dies ist jedoch bei der sich ausschließenden rezenten Verbreitung dieser Arten nirgends der Fall.

Wie aus Abb. 3 und 4 zu ersehen ist, zeichnen sich die Elisenhofer Nordischen Wühlmäuse durch eine große Konstanz ihrer M 1 aus: 14 der 16 rechten und 16 der 18 linken Molaren zeigen das Kauflächenbild in typischer Ausprägung mit nur zwei

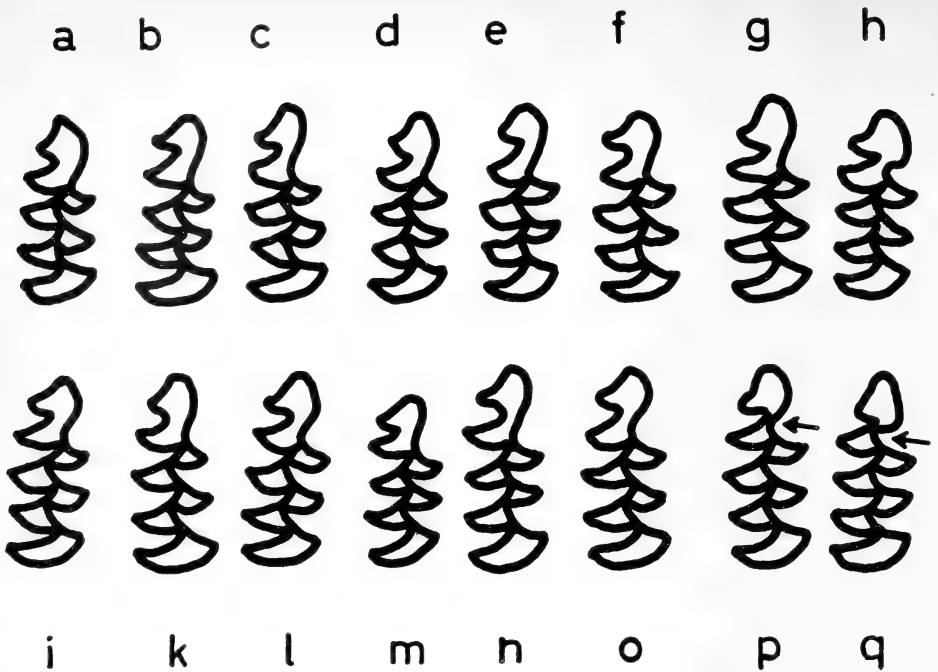


Abb. 3. M 1, rechts unten, von *Microtus oeconomus* aus Elisenhof. a—o = für *oeconomus* typisches Schmelzschlingen-Muster; p und q = abgeschnürter vorderer Zahnpol und Ausbildung eines dritten geschlossenen „Dreiecks“ an der Innenseite

geschlossenen „Schmelzdreiecken“ an der Zahninnenseite und mit einem vorderen langgestreckten Zahnpol, dessen Dentinfeld in breiter Verbindung mit dem ersten Innenprisma steht (z. B. Abb. 3 a). Nur bei den Zähnen p und q der rechten Seite (Abb. 3) und bei den Zähnen r und s der linken Seite (Abb. 4) kommt es zur Berührung der nach der Zahnmitte zulaufenden Schmelzfalten, damit zur Abschnürung der vorderen Zahnpartie und zur Ausbildung eines dritten geschlossenen Dreiecks an der lingualen Seite des Zahnes. Solche Kauflächenmuster sind in verschiedenen Populationen in unterschiedlicher Häufigkeit vertreten, ohne daß ein geographischer Trend erkennbar wäre.

Tabelle 4

Länge der unteren Backenzahnreihe pleistozäner und rezenter Nordischer Wühlmäuse

Herkunft	n	Var.-Breite	$\bar{x}$	Autor
Diluvium vor Würmeiszeit	—	6.1 — 6.3	—	BRUNNER 1936
Mittleres Diluvium	—	5.6 — 6.2	—	„ 1937
frühes Postglazial	—	5.4 — 6.15	—	„ 1938
Mittleres Diluvium	—	5.4 — 5.5	—	„ 1939
Riß-Würm-Interglazial bis Spätmagdlénien	—	5.3 — 6.3	—	„ 1951
Norddeutschland	35	5.9 — 7.0	6.4	RÖRIG 1909
Österreich	10	6.4 — 7.0	6.7	BAUER 1953
Elisenhof	6	6.7 — 7.2	7.0	REICHSTEIN

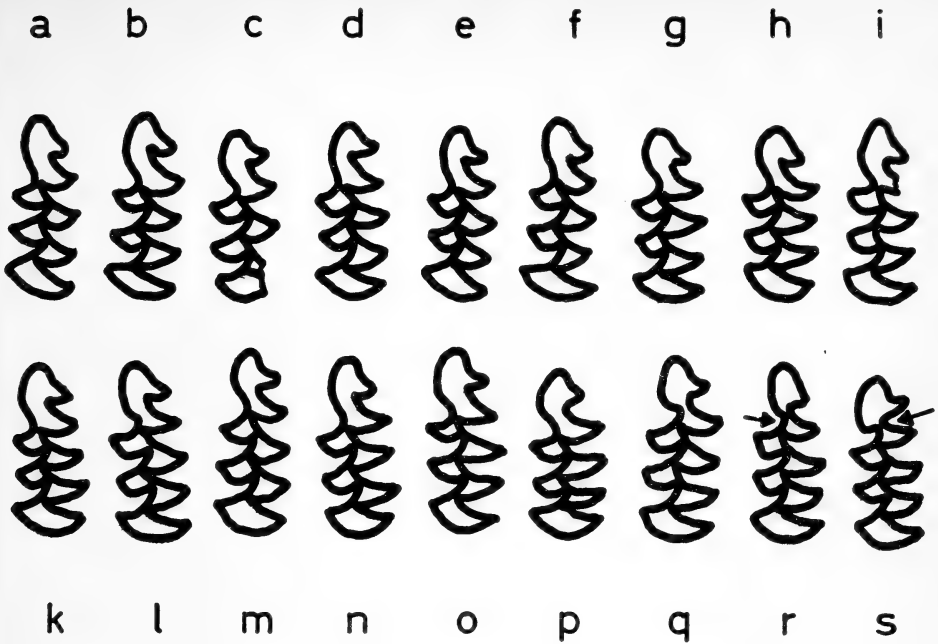


Abb. 4. M 1, links unten, von *M. oeconomus* aus Elisenhof. a — q = typisches Schmelzschlingen-Muster; r und s = abgeschnürter vorderer Zahnpol und drei geschlossene „Dreiecke“ innen

So hat SCHAEFER (1935) unter 50 Küstriner *M. oeconomus* (an der Oder gelegen) fünf mit 3 geschlossenen Dreiecken an der Zahninnenseite gefunden (= 10%), KRATOCHVIL u. ROSICKY (1955) geben an, daß bei slowakischen Populationen „mindestens in 20 von 100 Fällen“ dieses Muster auftritt, und auch EHIK (1953) vermerkt für ungarische *M. oeconomus*, „daß durch das Zusammenstoßen der Schmelzleisten ein inneres drittes Dreieck“ gebildet werden kann. Keinen Hinweis in dieser Richtung findet man bei BAUER (1953) für Neusiedlersee-Tiere, und die an sich umfangreiche Arbeit von WASILEWSKI (1956) läßt leider jeglichen Hinweis auf die Schmelzschlingenmuster Nordischer Wühlmäuse in Polen vermissen. Bei der niederländischen Unterart *arenicola* scheint eine große Konstanz dieses *oeconomus*-Merkmals zu bestehen: ganz knapp schreiben WIJNGAARDEN u. ZIMMERMANN (1965) „der erste untere Molar variiert gar nicht“.

Zu erwähnen ist noch eine auch im Elisenhofer Material auftretende Schmelzschlingen-Variante am M 1: gelegentlich treten — und meist in Verbindung mit dem Auftreten von drei inneren geschlossenen Dreiecken — Molaren auf, deren oraler Abschnitt durch stärkere Einschnürung der Schmelzfalte an der Außenseite und damit verbundener Andeutung einer 4. Außenzacke kappenförmig vom übrigen Zahn abgesetzt ist. Solche Formen werden repräsentiert durch die Zähne h und q (Abb. 3) und q und s (Abb. 4).

### Das Schmelzschlingenmuster des Oberkiefer-M 3

Im Unterschied zum Unterkiefer-M 1 zeigen die Oberkiefer-M 3 aus Elisenhof praktisch keine Variabilität. Alle 19 vorliegenden Zähne haben die typische Normalform des Kauflächenbildes mit 4 Schmelzprismen an der Innenseite und dementsprechend

3 einspringenden Winkeln. Simplex-Varianten und komplexere Formen sind für andere Gebiete beschrieben worden (OGNEV 1950, EHIK 1953, BAUER 1953, KRATOCHVIL und ROSICKY 1955, WIJNGAARDEN u. ZIMMERMANN 1965).

### Die Nordische Wühlmaus: heute noch in Schleswig-Holstein?

Im Zusammenhang mit den jüngsten frühmittelalterlichen Funden der Nordischen Wühlmaus in Schleswig-Holstein stellt sich die Frage, ob mit dem Auftreten dieser Art im Gebiet zwischen Nord- und Ostsee auch heute noch gerechnet werden kann. Noch



Abb. 5. (Karte von Schleswig-Holstein)

- = Herkunft des Gewölmaterials
- △ = Orte, an denen Fallenfänge durchgeführt wurden
- ⊕ = frühgeschichtliches Vorkommen von *M. oeconomus*
- ⊕ = Vorkommen von *M. oeconomus* nach E. MOHR, heute wahrscheinlich erloschen

im frühen Postpleistozän war ja *M. oeconomus* in „Begleitung“ anderer arktischer Formen wie *Lemmus*, *Dicrostonyx* und *Microtus gregalis* in Mitteleuropa weit verbreitet, hat dann aber mit dem Rückzug des Eises die Südgrenze seines Areals ständig nach Norden und Osten verschoben. Davon zeugen Fossilfunde (BRUNNER 1937, 1939, 1951; HELLER 1937, 1955; NEHRING 1889; STORCH 1969) und die Reliktvorkommen in Ungarn, Österreich und der CSSR, in den Niederlanden und in Norwegen. Die heutige Südgrenze des geschlossenen Areals verläuft quer durch Mitteldeutschland, etwa an der Elbe im Westen beginnend, entlang des Nordrandes des Flämingzuges und der sich nach Osten anschließenden anderen Endmoränenwälle (RÖRIG 1909, HAUCHECORNE 1924, UTTENDÖRFER 1939 und 1952, SCHAEFER 1935, ZIMMERMANN 1942, v. KNORRE 1961).

Die ersten Angaben über das Vorkommen rezenter *Microtus oeconomus* in Schleswig-Holstein hat E. MOHR gemacht. Sie bekam 1926 ein lebendes Tier dieser Art aus der Gegend von Kellinghusen und zwei weitere Exemplare vom Lehrer GRIPP, der diese Stücke zusammen mit Feldmäusen bei Kankelau im Lauenburgischen gesammelt hatte (MOHR 1927). Eine dritte Fundortangabe basiert auf Schädeln, die in Gewöllen bei Schleswig gefunden wurden (MOHR 1931).

Diese ersten Hinweise auf Nordische Wühlmäuse im Gebiet zwischen Nord- und Ostsee sind bis heute auch die einzigen geblieben, obwohl in den 50er und 60er Jahren in verschiedenen Gegenden Schleswig-Holsteins eine rege Sammeltätigkeit herrschte (LÜTTSCHWAGER 1950, GROSSE 1954, BOHNSACK 1963, REISE 1963, BETHGE 1963, BÖHME 1964, PETERSEN 1965). Und so drängt sich natürlich die Frage auf, ob *M. oeconomus* heute tatsächlich noch als Art für Schleswig-Holstein zu führen ist. Fehlende Nachweise brauchen allerdings noch kein Anzeichen fehlenden Vorkommens zu sein, zumal am Rande eines Areals (ausgenommen natürlich Begrenzungen) jede Art spärlicher wird.

Um nun hier zu einer gewissen Klärung zu gelangen, wurden in den letzten Jahren in verschiedenen Gebieten Schleswig-Holsteins Fallenfänge durchgeführt (s. Karte), vor allem aber aus möglichst vielen Teilen des Landes Gewölle zusammengetragen (s. Karte) (die ich dem Sammeleifer freundlicher Helfer verdanke), da auf diesem Wege ein Nachweis auch seltenerer Arten erfahrungsgemäß möglich ist. Bei Berücksichtigung schon veröffentlichter Daten konnten so zwischen 1952 und 1970 über 22 000 Kleinsäuger in 14 verschiedenen Arten aus Gewöllen freigelegt werden, ohne daß es gelang, die Nordische Wühlmaus nachzuweisen (Tab. 5). Auch mit Hilfe von Schlagfallen, die mehr oder weniger gezielt in feuchte, „oeconomus-verdächtige“ Biotope gestellt wurden (und davon gibt es in Schleswig-Holstein reichlich), konnten zwischen 1963 und 1969 zwar 11 Arten in 916 Exemplaren erbeutet werden — unter ihnen erwartungsgemäß in hohen Anteilen die feuchtigkeitsliebenden Formen *Microtus agrestis* (14,2%), *Arvicola terrestris* (15,2%) und *Sorex araneus* (23,9%) — nicht dagegen die Nordische Wühlmaus (Tab. 6).

Diese hier dargelegten Befunde — vor allem das Fehlen von *Microtus oeconomus* im Gewöllmaterial — geben Anlaß zu der Vermutung, daß diese Art heute in Schleswig-Holstein nicht mehr vorkommt. Auch ZIMMERMANN (1942) gründet seine Aussage über das Nichtvorkommen der Nordischen Wühlmaus westlich der Elbe wesentlich auf ihrem Fehlen „in den reichen Gewöllaufsammlungen westdeutscher Herkunft . . .“ Das hat sich bis heute als richtig erwiesen. Im übrigen ließen sich die schon mehr als 40 Jahre zurückliegenden Nachweise von *M. oeconomus* und sein jetziges offensichtliches Fehlen im Untersuchungsgebiet durchaus in Einklang bringen durch den Hinweis auf eine noch in Gang befindliche Rückzugsbewegung der Art. Die Besiedlung der Westküste Schleswig-Holsteins im Frühmittelalter darf jedenfalls als erwiesen angesehen werden. Die heutige Westgrenze der Art in Nord-Deutschland sollte dagegen im westlichen Mecklenburg gesucht werden.

Nach eigenen Untersuchungen und Angaben aus der Literatur (s. Fußnoten)

Fundort	<i>Talpa europae</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Sorex araneus</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Rattus spec.</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Microtus minutus</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	<i>Apodemus spec.</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	<i>Microtus agrestis</i>	<i>Microtus arvalis</i>	Summe
1. Sylt	—	—	2	—	—	—	—	—	8	—	—	—	4	376	390
2. Amrum <sup>1</sup>	1	—	—	—	—	27	1	—	2071	—	1226	—	2	5	3 333
3. Föhr <sup>2</sup>	—	—	—	1	—	1	137	—	1230	—	13	—	1	16	1 399
4. Aventotter See, Kr. Südtondern	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	90	100
5. Jardelund, Kr. Südtondern	—	—	1	—	—	—	—	3	—	—	—	—	5	2	24
6. Roikier See bei Flensburg	—	—	8	—	1	—	—	—	—	—	—	—	11	24	43
7. Fröruper Berge bei Flensburg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	246	318	906
8. Geltinger Berg	4	4	218	67	—	—	3	—	32	6	8	—	1	38	40
9. Ohe-Schleimünde, Kr. Schleswig	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	8
10. Ruhekrug, Kr. Schleswig	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	79	77	184
11. Selker Noor, Kr. Schleswig	—	—	—	—	—	—	—	—	22	4	1	—	1	20	22
12. Dörpstedt, Kr. Schleswig	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	694	1297	3 199
13. Weddingstedt, Kr. Norderdithmarsch. <sup>3</sup>	4	7	134	4	4	—	166	—	758	1	130	—	5	54	68
14. Fedderingen, Kr. Norderdithmarschen	—	—	3	—	—	—	—	—	5	—	1	—	1088	3970	7 255
15. Hennstedt, Kr. Norderdithmarschen <sup>4</sup>	38	8	199	23	45	8	245	—	1440	38	153	—	114	535	1 040
16. Tellingstedt, Kr. Norderdithmarschen <sup>3</sup>	2	1	17	5	—	5	34	—	310	5	12	—	2	8	12
17. Meggerdorf, Kr. Schleswig	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	54
18. Meggerkoog Moor, Kr. Rendsburg	—	—	26	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	18	19
19. Hohner Moor, Kr. Rendsburg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	15	33
20. Gettorf, Kr. Eckernförde	—	—	—	—	3	—	—	—	9	2	—	—	28	48	156
21. Westensee, Kr. Rendsburg <sup>3</sup>	—	—	47	8	—	1	—	—	15	7	2	—	12	21	40
22. Hohenhude am Westensee	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	5
23. Passader See, Kr. Plön	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	21	486	517
24. Borttsand, Kr. Plön	—	—	—	—	—	—	—	—	7	1	2	—	7	135	185
25. Schönberg, Kr. Plön	—	4	24	1	1	5	2	—	5	—	1	—	1	347	365
26. Fehmarn	—	—	—	—	1	—	—	—	16	—	—	—	11	28	100
27. Plön i. Holstein	—	—	28	6	—	7	3	1	10	2	4	—	8	9	19
28. Eutin i. Holstein	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	5
29. Pronsndorf, Kr. Segeberg	—	—	—	—	—	—	—	—	72	13	—	—	62	465	615
30. Warde See, Kr. Segeberg	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	13	177	204
31. Neversdorf, Kr. Segeberg	—	—	—	—	—	—	—	—	7	5	—	—	98	570	1 591
32. Mölln, Kr. Lauenburg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33. Sarzbüttel, Kr. Süderdithmarschen <sup>5</sup>	10	—	132	12	6	108	27	3	474	143	8	—	1	239	416
34. Schönmoor b. Sommerland, Kr. Steinbg. <sup>5</sup>	11	1	14	—	28	50	4	4	37	1	26	—	—	—	—
	74	26	855	128	89	213	625	9	6558	236	1590	—	2528	9434	22 365

<sup>1</sup> Zusammengestellt nach Angaben von KUMMERLOEVE und REMMERT 1952, 1953, 1954 und SCHNURRE und MÄRZ 1962 und 1963. — <sup>2</sup> Nach Angaben von BETHGE, 1964 und eigenen Untersuchungen. — <sup>3</sup> Berechnet nach Angaben von REISE, 1964. — <sup>4</sup> Aus Dissertation REISE 1968. — <sup>5</sup> Nach Angaben von BOHNSACK, 1963.



Tabelle 6

Ergebnisse von Fallenfängen in Lebensräumen (Ufer stehender und fließender Gewässer, Moore, u. ä.) in denen die mehr feuchtigkeitsliebenden Arten das Übergewicht haben

(siehe hohe Anteile von *Sorex araneus*, *Microtus agrestis*, *Arvicola terrestris* und stellenweise auch *Neomys fodiens* und *Apodemus agrarius*; die in trockenen Biotopen lebende Feldmaus ist nur ganz schwach vertreten)

Fundort	Biotop	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Sorex araneus</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Microtus minutus</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>	<i>Clethrion glareolus</i>	<i>Arvicola terrestris</i>	<i>Microtus oeconomus</i>	<i>Microtus agrestis</i>	<i>Microtus arvalis</i>	Summe
1. Sylt	Marschniederung	5	2	—	8	—	2	—	—	43	—	—	7	67
2. Amrum	Brachland	—	—	—	—	—	6	—	—	56	—	—	—	62
3. Föhr	Marschniederung	—	—	—	1	—	19	—	—	29	—	—	—	49
4. Hohn, Kr. Rendsburg	Hochmoor	—	2	1	—	—	4	—	—	—	—	8	—	15
5. Kiel-Schilksee	Abwasser-Deiche	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	4	9	15
6. Kiel-Stift	feuchte Wiese	1	17	—	—	—	—	4	7	—	—	1	—	30
7. Kiel-Levensau	Ufer alter Eiderkanal	—	1	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	5
8. Kiel-Tannenberg	feuchte Wiesen, Wald	3	103	7	4	—	15	17	62	—	—	55	4	270
9. Kiel-Schulensee	feuchte Wiesen, Eidertal	3	36	13	1	—	2	3	—	4	—	19	—	81
10. Kiel	feuchte Wiesen, Eidertal	9	29	9	—	—	—	—	5	6	—	9	—	67
11. Kiel-Elmschenhagen	Acker an Niederung	—	1	—	2	—	1	—	—	—	—	5	2	11
12. Enkendorf, Kr. Rendsburg	Wiese, Waldrand	1	1	2	—	—	1	2	14	—	—	4	—	25
13. Flintbeck, Kr. Plön	Eidertal	—	9	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—	13
14. Kellinghusen, Kr. Steinburg	Störmiederung, Knick	—	1	—	—	—	2	1	7	—	—	—	1	12
15. Gudow, Kr. Lauenburg	verlandender See	1	8	—	—	24	3	24	43	1	—	13	—	117
16. Koberg, Kr. Lauenburg	Hochmoor	1	7	—	—	3	—	39	17	—	—	9	1	77
		24	219	32	16	27	59	91	155	139	—	130	24	916

## Zusammenfassung

1. Bei Ausgrabungen an einer frühmittelalterlichen Siedlung (Elisenhof bei Tönning) an der Westküste Schleswig-Holsteins wurden Skelettfragmente von mindestens 18 Nordischen Wühlmäusen, *Microtus oeconomus*, gefunden.
2. Die subfossilen Tiere übertreffen in der Größe die rezenten Formen aus den Niederlanden und Norddeutschland.
3. Das Schmelzschlingen-Muster des M 1 im Unterkiefer ist in für *M. oeconomus* typischer Ausprägung vorhanden; 4 der 35 Zähne haben allerdings ein drittes geschlossenes „Dreieck“ an der Innenseite des Zahnes bei gleichzeitig deutlich abgesetztem vorderen Zahnpol. Der M 3 im Oberkiefer variiert nicht.
4. Von 1952 bis 1970 wurden in Schleswig-Holstein aus Eulengewöllen über 22 000 Kleinsäuger in 14 verschiedenen Arten freigelegt. Ein Nachweis der Nordischen Wühlmaus gelang nicht. Daran wird die Vermutung geknüpft, daß diese Art heute im Untersuchungsgebiet zwischen Nord- und Ostsee nicht mehr vorkommt, die Folge einer noch im Gang befindlichen Rückzugsbewegung der Art.

## Summary

*On the occurrence of the northern vole, Microtus oeconomus (Pallas, 1776), in Schleswig-Holstein (Northern Germany)*

1. On the west coast of Schleswig-Holstein (Northern Germany) a medieval settlement was excavated recently. Skeleton fragments of at least 18 *Microtus oeconomus* specimens were found.
2. From some cranial measurements results that the fossil specimens exceed the recent representatives from the Netherlands and Northern Germany in size.
3. The enamel pattern of the first lower molar exhibits the typical shape. Four of the 35 teeth show a third inner closed triangle. There is no variation in the third upper molar.
4. From 1952 to 1970 more than 22 000 individuals of 14 different small mammal species could be analysed from owl pellets. *Microtus oeconomus* could not be found. On account of this I presume that this species does not occur in Schleswig-Holstein any longer, caused by a still persisting retreat.

## Literatur

- BAUER, K. (1953): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus mehelyi* Ehik. Zool. Jb. (Syst.) **82**, 70—94.
- BETHGE, E. (1963): Kleinsäuger-Nachweise aus Gewöllen der Waldohreule auf Föhr. Mitt. Faun. Arb.gem. f. Schleswig-Holstein, Hamburg u. Lübeck NF **16**, 3—4.
- BÖHME, W. (1964): Daten zur Nagetierfauna von Kiel und Umgebung. Faun. Mitt. Norddeutschlands **2**, 145—148.
- BOHNSACK, P. (1963): Weiteres zur Ernährung des Waldkauzes. Mitt. Faun. Arb.gem. f. Schleswig-Holstein, Hamburg u. Lübeck NF **16**, 3—12.
- BRUNNER, G. (1936): Zur Diluvialfauna des Büttnerloches bei Thuisbrunn (Ofr.). Zentrbl. f. Min. usw. B, Nr. 6, 242—255.
- (1937): Eine Glacial-Fauna des mittleren Diluviums aus dem Enzendorfer Loch bei Vorrä/a. P. Zt. Dtsch. Geol. Ges. **89**, 44—51.
- (1938): Die Gaiskirche im oberen Püttlachtal (Ofr.). Neues Jb. f. Mineralogie usw. Beil. Bd. **79**, 243—273.
- (1939): Die Hirtenweberhöhle bei Neukirchen (Sulzbach, Opf.). Zt. Dtsch. Geol. Ges. **91**, 432—449.
- (1951): Die „Kleine Teufelhöhle“ bei Pottenstein (Ofr.). Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. NF **60**, 1—46.
- EHIK, J. (1953): Ergänzende Angaben zur Kenntnis der Nordischen Wühlmaus, *Microtus rattiiceps mehelyi* Ehik, 1928, in Ungarn. Säugetierkd. Mitt. **1**, 28—29.
- GROSSE, A. (1954): Kleinsäugerbeobachtungen aus Norderditmarschen. Die Heimat **5**.
- HAUCHECORNE, F. (1924): Über einen neuen Fundort und die Lebensweise von *Microtus rattiiceps* Keys. et Blas. Pallasia **1**, 73—76.
- HELLER, F. (1937): Die fossile Mikrofauna der Magdalénien-Schicht in der Nikolaushöhle bei Veringenstadt (Hohenzollern). Sitzb. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Klasse 1936, 1—23.
- (1955): Zur Diluvialfauna des Fuchsloches bei Siegmansbrunn, Ldkr. Pegnitz. Geol. Bl. NO Bayern **5**, 49—70.

- KNORRE, D. v. (1961): Zur Kleinsäugerfauna des Spreewaldes und seines südlichen Vorgeländes. Z. Säugetierkunde **26**, 183—187.
- KRATOCHVIL, J., und ROSICHY, B. (1955): Die sibirische Wühlmaus *Microtus oeconomus*, ein Eiszeitrelikt in der CSR. Acta Acad. Sci. Ceskoslov. Akademie VED **27**, 33—72.
- LÜTTSCHWAGER, H. (1950): Studien an Kleinsäufern. Verh. dtsch. Zool. Ges. Mainz 1949, 315—330.
- MOHR, E. (1927): Der Rattenkopf in Schleswig-Holstein. Die Heimat **37**, 62—65.
- (1931): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Naturw. Ver. Altona.
- NEHRING, A. (1889): Über den Charakter der Quartärfauna von Thiede bei Braunschweig. Neues Jb. Min. Geol. u. Paläont. **1**, 66—98.
- OGNEV, S. I. (1950): Die Tiere der USSR und der angrenzenden Länder Bd. 7.
- PETERSEN, E. (1965): Ökologische und populationsdynamische Untersuchungen an schleswig-holsteinischen Kleinsäufern. Schrift. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein **36**, 78—83.
- REISE, D. (1963): Über die Kleinsäugerfauna des Landesteiles Schleswig. Faun. Mitt. Nord-dtschld. **2**, 85—88.
- (1968): Untersuchungen zur Populationsdynamik der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) und Hinweise auf Erd- und Waldmaus, *Microtus agrestis* (Linné 1761) und *Apodemus sylvaticus* (Linné 1758). Diss. Kiel.
- REQUATE, H. (1955): Ein Fund von *Microtus oeconomus stimmingi* Nehring, 1899, aus dem 4. Jahrhundert auf der Insel Föhr. Säugetierkd. Mitt. **3**, 123—124.
- RÖRIG, G. (1909): Die nordische Wühlratte, *Arvicola ratticeps* Keys. et Blas. in Deutschland und ihre Verwandtschaft mit den russischen Arvicoliden. Arb. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtschaft. **7**, 429—472.
- SCHAEFER, H. (1935): Studien an mitteleuropäischen Kleinsäufern mit besonderer Berücksichtigung der Rassenbildung. — Arch. f. Naturg. NF **4**, 535—590.
- STORCH, G. (1969): Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungeszeitlichen Eulengewöhlen aus dem nordhessischen Löß. Natur u. Museum **99**, 541—551.
- UTTENDÖRFER, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen. Verl. Neumann, Neudamm.
- (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Verl. E. Ulmer, Stuttgart.
- WASILEWSKI, W. (1956): Untersuchungen über die Veränderlichkeit des *Microtus oeconomus* Pall. in Bialowieza-Nationalpark. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklod. **9**, 355—386.
- WIJNGAARDEN, A. v., u. ZIMMERMANN, K. (1965): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus arenicola* (de Sélys Longchamps, 1841). Z. Säugetierkunde **30**, 129—136.
- ZIMMERMANN, K. (1942): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* (Pallas). Arch. f. Naturg. NF **11**, 174—197.
- Anschrift des Verfassers: Dr. H. REICHSTEIN, Institut für Haustierkunde, Neue Universität, 23 Kiel

## Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Zwergbeutelratte *Marmosa murina* (Didelphidae, Marsupialia)

VON MARTIN EISENTRAUT

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Eingang des Ms. 16. 2. 1970

Die neuweltlichen Zwergbeutelratten der Gattung *Marmosa* gehören bekanntlich zu den beutellosen Marsupialiern, deren Weibchen am Bauch ein großes freies Zitzenfeld haben. Die in einem embryonenhaften Zustand und in größerer Zahl geborenen Jungen saugen sich an je einer der Zitzen fest und werden in den ersten Wochen ihres Lebens

von der Mutter ständig, auch während der nächtlichen Nahrungssuche, mit herumgetragen. Erst wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, lockert sich diese engste Mutter/Kind-Verbindung und löst sich dann vollständig auf. Im Schrifttum finden sich eine Reihe solcher Beobachtungen, die durch Fotos oder Zeichnungen ergänzt werden. Ich erwähne nur die Arbeit von BEACH (1939) über *Marmosa cinerea* und von GEWALT (1968) über *Marmosa mexicana*; auch HEDIGER (1958) bringt in seinem Beitrag über das Verhalten der Beuteltiere eine kurze Darstellung. Weitere Arbeiten finden sich in den von diesen Autoren beigegebenen Literaturverzeichnissen.

Die bisherigen Feststellungen wurden zumeist an weiblichen Zwergbeutelratten gemacht, die gelegentlich mit Bananentransporten, gewissermaßen als „blinde Passagiere“, eingeführt worden waren und bei ihrer Entdeckung bereits Junge an ihren Zitzen mit sich führten. Infolgedessen war über das genaue Alter der Jungen und die ersten Entwicklungsstadien nichts bekannt. Nachdem ich selbst erstmalig vor einer Reihe von Jahren in der Stuttgarter „Wilhelma“ eine Zwergbeutelratte mit ihren Jungen kurze Zeit beobachten konnte, entstand der Wunsch, nähere Einblicke in die Fortpflanzungsgewohnheiten dieser Beutler zu nehmen. Durch freundliche Vermittlung von Herrn Dr. GEWALT, Duisburg, bekam ich die Verbindung zu einer Pet-Farm in Florida, von wo ich am 9. Mai 1968 eine Sendung von 7 *Marmosa*-Beutleratten (3 ♂♂ und 4♀♀) erhielt. Zwei Männchen hatten den Transport nicht überstanden und kamen bereits tot an, die übrigen lebten sich gut ein. Eines der Weibchen hatte bei seiner Ankunft zehn bereits weiter entwickelte, jedoch auf Grund unterschiedlicher Größe zu zwei Altersklassen und zu zwei Weibchen gehörende Junge bei sich. Von diesen gingen die 6 gleichaltrigen kleineren Jungen schon im Laufe des ersten Tages ein, die übrigen 4 größeren ebenfalls gleichaltrigen Jungen lebten nur noch kurz Zeit; das letzte verstarb nach 26 Tagen. Eine zweite Sendung erhielt ich von der Pet-Farm über Herrn Dr. GEWALT am 25. Juni 1968. Sie enthielt ein Weibchen mit 7 noch fest an den Zitzen hängenden, also noch relativ jungen Sprößlingen, die am Leben blieben und deren Alter sich beim Vergleich mit später erzielten Jugendstadien ziemlich genau bestimmen ließ.

Somit standen von erwachsenen Wildfängen 1 ♂ und 5 ♀♀ zur Verfügung, die als Ausgangstiere für die weiteren Beobachtungen dienten. Im folgenden werden die ♀♀ mit den Buchstaben A, B, C, D (aus der ersten Sendung) und E (aus der zweiten Sendung) bezeichnet, wobei es sich bei D um das ♀ handelt, das bei seiner Ankunft verschieden-alte Junge bei sich hatte. Es hat während der gesamten Beobachtungszeit niemals mehr geworfen, bzw. es wurden niemals bei ihm Junge festgestellt.

Die Frage, um welche *Marmosa*-Form es sich handelt, kann vorläufig nicht endgültig entschieden werden, da die Taxonomie der Gattung noch keineswegs als geklärt angesehen werden kann (vergl. HALTENORTH, 1958) und da die von TATE (1933) erfolgte systematische Bearbeitung revisionsbedürftig ist. Von der Pet-Farm wurden die mir übersandten, aus Columbien stammenden Tiere unter dem Namen *Marmosa mitis* geführt, eine Art, die nach TATE zur *murina*-Gruppe gehört. Ein an den besten Kenner der Gruppe, Herrn Dr. HERSHKOVITZ, nach Chicago gesandter Balg und Schädel eines eingegangenen ♂ wurde als *Marmosa murina* bestimmt, aber ohne nähere Unterartenangabe. Ich benutze daher für meine Versuchstiere bis auf weiteres nur diesen Art-namen, für den die deutsche Bezeichnung „Äneasratte“ gebräuchlich ist.

### Vorbemerkungen und allgemeine Beobachtungen

Die Zwergbeutelratten wurden in den Tierversuchsräumen des Museums A. Koenig in Bonn, und zwar teils in einem normal temperierten Raum, teils in einem Tropenraum mit einer Durchschnittstemperatur von 25° und einer Luftfeuchtigkeit von 85% gehalten und zunächst in einem mit Kletterästen versehenen geräumigen Käfig untergebracht. In diesem standen mehrere kleine Schlafkästchen mit seitlichem Einschlußfloch zur Verfügung, die sehr bald von den Tieren zum Tagesaufenthalt angenommen wurden. Der Deckel der Kästchen war abnehmbar, so daß ohne große Störung Einblick in das Innere genommen werden konnte.

Meist lagen mehrere Tiere in einem Schlafkasten dicht beisammen, ohne daß es zu Beißereien gekommen wäre. Sehr bald wurden dann weitere Käfige eingerichtet, um je nach Bedarf einzelne Beutelratten, vor allem ♀♀ mit Jungen, oder mehrere Tiere getrennt von den übrigen zu halten. Nach Ablauf der Fortpflanzungszeit 1968 wurden die Geschlechter getrennt, und erst mit Beginn der neuen Fortpflanzungszeit im Frühjahr 1969 für kürzeren oder längeren Aufenthalt einzelne ♂♂ in die Weibchen-Käfige eingesetzt. Da bereits im ersten Beobachtungsjahr aus mehreren Würfen zahlreiche Nachkommen herangewachsen waren, wurde je ein Pärchen aus dieser Nachkommenschaft an zwei junge angehende Säugetierkundler, die Herren Heinz-Josef KNECHT und Jürgen OHLERT, zur Pflege und weiteren Beobachtung abgegeben. Einige Angaben, für deren Mitteilung ich beiden Beobachtern bestens danke, werden im folgenden Erwähnung finden.

Als Futter wurde neben Mehlwürmern und etwas Obst (Bananen und je nach der Jahreszeit Erdbeeren, Kirschen, Birnenstückchen, Weinbeeren) hauptsächlich Schabefleisch gegeben, das oft mit Alete-Milch, anfangs auch mit rohem Ei, vermischt wurde. Gelegentlich wurden, besonders den selbständig gewordenen Jungen, einige Tropfen Vigantol beigegeben. Ein Napf mit Wasser stand jederzeit zur Verfügung.

Bis auf wenige Ausnahmen kamen die Beutelratten erst mit Anbruch der Dunkelheit aus ihren Schlafkästchen, gingen an ihre Trink- und Futternäpfe und bewegten sich außerordentlich behende, sowohl kletternd als gelegentlich auch springend, in



Abb. 1 und 2. Zwergbeutelratte sitzend und kletternd (Aufnahme: H. DISCHNER)

ihrem Käfig, wobei ihnen besonders die Hinterfüße mit der opponierten 1. Zehe ein festes Anheften an die Unterlage ermöglichten; auch der lange nackte Schwanz wurde als Stütze beim Klettern benutzt (Abb. 1, 2). Tagsüber lagen die Tiere in ihren Schlafkästchen und nahmen eine etwas zusammengekrümmte seitliche Schlaflage ein. Sie waren dann bei einer Kontrolle zunächst meist träge und bewegungsunlustig. Es ist bekannt, daß *Marmosa* — abgesehen von der Fähigkeit, bei ungünstigen Witterungsbedingungen in einen von Absinken der Körpertemperatur und des Stoffwechsels begleiteten winterschlafähnlichen Zustand („dormancy“) zu fallen — eine etwas größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur aufweist, wobei die niedrigsten Werte während der Tagesruhe und die höchsten Werte während der nächtlichen Aktivität auftreten (vergl. EISENTRAUT 1955, 1956, MORRISON and McNAB 1962).

Wurde am Tage der Schlafkasten geöffnet und näherte man sich mit der Hand den Tieren, nahmen diese eine Abwehrhaltung ein, indem sie sich aufrichteten und unter zischenden Lauten das Maul weit aufrissen, jederzeit bereit, zuzubeißen. Diese Abwehrreaktion schwächte sich im Laufe der Zeit ab. Bemerkenswerterweise unterblieb diese Reaktion bei den in Gefangenschaft geborenen Jungen, die von Jugend auf an das Anfassen und Herausnehmen aus dem Schlafkästchen gewöhnt waren, fast ganz, so daß man beliebig mit ihnen hantieren konnte.

Im Laufe der Haltung trat bei meinen Tieren relativ häufig eine Infektion mit Eitererregern auf, die zu Geschwulstbildungen führte. Schon GEWALT (1968) berichtet über diese Erscheinungen bei seinen *M. mexicana*-Stücken. Bei ihnen bildeten sich solche eitrigen Geschwülste ausschließlich im Bereich der hinteren Oberkieferhälfte unterhalb der Augen: „Die erheblichen Umfang annehmenden Eiteransammlungen, die ein- oder zweiseitig wie ‚Backentaschen‘ vom Kopf abstanden, drängten im Extremfall schließlich sogar die Augen aus den Höhlen und die Zähne aus den Alveolen...“ (p. 301–302). Bei meinen Tieren traten Eitergeschwülste an verschiedenen Körperstellen auf. Bei einem ♀ bildete sich auf dem Hinterkopf eine dicke Beule, wie das von Herrn Dr. SCHAEFER angefertigte und freundlicherweise zur Verfügung gestellte Foto (Abb. 3) zeigt. Bei dem am 9. 5. 1968 eingetroffenen ♂ entwickelte sich Ende August seitlich vor der Schwanzwurzel eine dicke Geschwulst, die von Haarausfall an dieser Stelle und Schwellung des Schwanzes begleitet war und Anfang November wohl zum Tode des Tieres geführt hat. Sehr häufig war nur der Schwanz Sitz der Eiteransammlungen, und zwar besonders die Schwanzspitze, wo es dann zum Aufbrechen der Verdickungen kam. Oft verheilten die Stellen wieder, gelegentlich jedoch waren Schwanz-



Abb. 3. Zwergbeutelratte mit dicker Eitergeschwulst auf dem Kopf (Aufnahme: Dr. SCHAEFER)

verstümmelungen, teilweise sogar bis zur Schwanzwurzel die Folge. Trotzdem waren die Tiere relativ munter, ja bei dem oben erwähnten, von Herrn Dr. SCHAEFER untersuchten ♀ mit Kopfgeschwulst und verstümmeltem Schwanz wurden sogar bei der Sektion Embryonen im Uterus gefunden (vergl. p. 163). Die schon von GEWALT geäußerte Vermutung, daß die — ohne äußere Verwundung — unter der Haut auftretende Eiterinfektionen mit Ernährungsstörungen in Verbindung stehen, ist durchaus

wahrscheinlich. Herr Dr. SCHAEFER teilte mir mit, daß er der Annahme zuneige, daß es sich wohl weniger um eine allgemeine ernährungsbedingte (?) Infektionsabwehrschwäche, als vielmehr um eine spezifische Infektionskrankheit der Tiere handele.

Wie erwähnt, vertrugen sich die in einem Gemeinschaftskäfig gehaltenen Zwergbeutelratten recht gut miteinander. Nur einmal kam Kanibalismus vor, und ein Käfiginsasse lag am Morgen tot und angefressen im Käfig. Ob es sich um echten Kanibalismus (aus Hunger?) gehandelt hat, bleibt fraglich, denn es besteht durchaus die Möglichkeit, daß das betreffende Tier eines natürlichen Todes gestorben war und dann von den übrigen Käfiginsassen angefressen wurde. Daß sich unsere Zwergbeutelratten auch an größere Beutetiere heranwagen, zeigt folgende Beobachtung: Ein aus dem Käfig entwichenes und zweifellos sehr hungriges ♂ hatte sich über Nacht durch die lockeren Gitterstäbe eines im gleichen Raum stehenden Wellensittich-Käfigs gezwängt, den Sittich getötet und am Kopf und Hals angefressen. Es wurde am nächsten Morgen neben der toten Beute schlafend in deren Käfig gefunden.

Im folgenden soll nun ausschließlich über die Fortpflanzungserscheinungen und im besonderen über die Entwicklung der Jungen berichtet werden. Wie weit allerdings die Gefangenschaftsbeobachtungen in allen Punkten auf freilebende Tiere übertragen werden können, muß dahingestellt bleiben.

### Fortpflanzungszeiten

Die Beobachtungen erstrecken sich über die Zeit von Anfang Mai 1968 (Eintreffen der Wildfänge in Bonn) bis zum Ende 1969, also über 20 Monate. Sie sprechen dafür, daß eine über viele Monate ausgedehnte Periode sexueller Aktivität von einer längeren Ruhezeit abgelöst wird. Jedoch kamen niemals mehrere Würfe bei ein und demselben ♀ im gleichen Jahr zur Beobachtung. Es wurden folgende Wurfdaten festgestellt bzw. errechnet:

Die 10 Jungen, die ♀ D bei seiner Ankunft am 9. Mai 1968 bei sich hatte, stammten, wie erwähnt, zweifellos von zwei verschiedenen ♀♀. Für die 4 größeren kann auf Grund ihres Entwicklungszustandes ein Lebensalter von 55 Tagen, für die 6 kleineren ein solches von 44 Tagen angenommen werden. Demnach wäre die Geburt bei ersteren Mitte März, bei letzteren gegen Ende März erfolgt. Das am 25. Juni mit 7, noch fest an den Zitzen haftenden Jungen eingetroffene ♀ E dürfte mit einiger Sicherheit am 21. Mai geboren haben.

Bei den übrigen ♀♀, bei denen 1968 Geburten festgestellt wurden, ist die Begattung mit dem einen zur Verfügung stehenden ♂ erst nach der Ankunft erfolgt. Für ♀ A wurde als Geburtstermin seines Wurfes der 4. Juni und für ♀ B der 9. Juni berechnet. Bei ♀ C wurden am 21. Juni Junge festgestellt, die höchstens einen Tag alt sein konnten. Damit hatten sämtliche Ausgangs-Weibchen für 1968 einen Wurf zeitig. Weitere Würfe im gleichen Jahr kamen nicht zur Beobachtung.

Im Jahr darauf wurden bei 4 ♀♀ Geburten festgestellt, die im Vergleich zum Vorjahr relativ spät erfolgten, und zwar bei einem Jungweibchen am 11. Juli (Beobachtung KNECHT), bei einem weiteren Jungweibchen am 23. Juli, bei dem Alt-Weibchen C am 25. Juli und bei einem 3. Jungweibchen am 4. August (Beobachtung OHLERT). Außerdem hatte ein am 30. September abgetötetes Jungweibchen zahlreiche Embryonen (Scheitelsteißlänge 2 mm) im Uterus (Beobachtung Dr. SCHAEFER), deren Geburt nach der ersten Oktoberwoche zu erwarten gewesen wäre. In den beiden letzten Fällen erklärt sich der späte Geburtstermin vielleicht dadurch, daß es sich um zwei in der Entwicklung etwas zurückgebliebene und daher wahrscheinlich erst verspätet geschlechtsreif gewordene Jungweibchen handelte.

Nach diesen Beobachtungen verteilen sich die meisten Geburten auf die Zeit zwi-

schen Mitte März bis Ende Juli. Ergänzend sei dazu erwähnt, daß KNECHT bei seinem in Pflege genommenen gut entwickelten Jungpärchen erstmalig Ende Februar Anzeichen einer geschlechtlichen Annäherung feststellen konnte, wie anschließend näher ausgeführt.

### Paarungsverhalten

Zuvor ein kurzer Blick auf die äußeren Geschlechtsunterschiede (Abb. 4). Im Durchschnitt sind die ♂♂ etwas stärker als die ♀♀. Bei beiden Geschlechtern münden Darm und Urogenitalwege nach außen in einen kloakenähnlichen Vorhof. Bei den ♂♂ ist der tief gespaltene Penis in diesen zurückgezogen und in der Ruhe äußerlich nicht sichtbar. Das große Scrotum hat eine bläuliche Tönung und liegt weit vor der Kloake. GEWALT (1968) machte bei den in sexueller Erregung befindlichen ♂♂ von *M. mexicana* folgende Beobachtung:

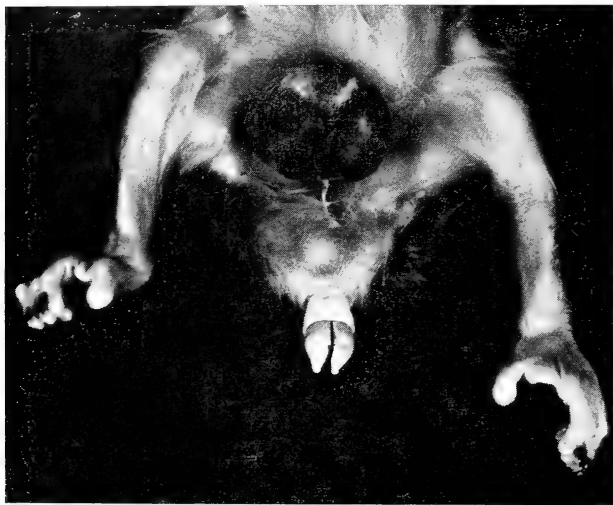


Abb. 4. Äußere Geschlechtsmerkmale der Zwergbeutelratte (Aufnahme: H. DISCHNER)

„Kletterten die ♂♂ im Gezweig umher, so war als auffällige Erscheinung zu bemerken, daß das kleinkirschgroße, gestielt an einem dünnen Ligament sitzende Scrotum abwechselnd dicht an die Bauchwand gezogen oder etwa 5 cm tief herabgelassen werden konnte“ (p. 303). Offenbar gehören diese Bewegungen des so auffallend gefärbten Organs zu den Paarungsvorspielen.

Die wenigen mir vorliegenden Beobachtungen über Paarungsverhalten bei *M. murina* verdanke ich Herrn KNECHT, der das von mir am 21. 1. 1969 übernommene Jungpärchen unter ständiger Kontrolle halten konnte. Ich zitiere im folgenden seine Beobachtungen im Wortlaut:

24. 2. 1969: ♂ springt spielerisch auf ♀ und deutet Nackenbiß an; keine Reaktion des ♀.

27. 2.: ♀ zeigt erstmalig eine Reaktion durch Hochheben des Schwanzes, als ♂ dessen Genitalien beriecht.

9. 3.: Deutliches Anschwellen der Nebenhoden des ♂ festzustellen.

12. 3.: Das ♂ verfolgt



das fast immer ausweichende ♀, aber nicht sehr heftig und konstant. Beim Stehenbleiben des ♀ beriecht ♂ dessen Genitalien. Zeigt ♀ eine Reaktion durch Hochheben des Schwanzes, reitet das ♂ auf und deutet den Nackenbiß an.

20. 4.: Gesteigertes Paarungsverhalten; ♂ verfolgt ♀ leicht, aber kontinuierlich.

21. 4.: ♂ versucht ♀ am Weglaufen durch einhändiges Sichfesthalten in dessen Fell zu hindern, ♀ reißt sich aber meist sofort los.

2. 5.: Deutliches Anschwellen der weiblichen Genitalien.

10. 5.: Relativ intensive Paarungsvorspiele.

18. 5. Heftige Abwehr des ♀ bei Annäherungsversuchen des ♂, Anfang bis Mitte Juni Aussetzen der Paarungsvorspiele während einer Schwanzentzündung bei beiden Tieren.

20. 6.: Intensive Paarungsvorspiele.

27. 6.: Kopula außerhalb des Schlafkästchens unter Holzwollehaufen. Nach vorausgegangenem heftigen Jagen. Beginn wahrscheinlich zwischen 12 und 13 Uhr, 14.30 Uhr Kopula sicher beobachtet. Beide Tiere stehen, ♂ klemmt ♀ unter sich fest, beide geben tuckernde und zischende Laute von sich. Von Zeit zu Zeit, anfangs alle 5 bis 10 Minuten, später seltener, heftige Reibebewegungen des ♂ mit den Vorderfüßen in der Flankengegend des ♀. Kurz vor 16 Uhr legen sich die Tiere auf die Seite. Bei Störung erstmalig Drohen und Fauchen des ♂; Biß in den Nacken des ♀, starkes Hineindrücken der Vorderfüße in den Körper des ♀, Festhalten der Hinterfüße des ♀ durch die Hinterfüße des ♂, Kopf des ♀ stark abgeknickt. Ab 16.30 Uhr kaum eine Regung des mit geschlossenen Augen verharrenden ♀; bei leichter Bewegung des ♀ erneutes Festbeißen des ♂ im Nacken, der etwas blutig. 19 Uhr nach erneuter Aktivität Ende der Kopula; ♂ löst sich vom ♀ und ist sehr munter, ♀ bleibt am Platz liegen; ♂ kommt öfter zum ♀ zurück, aber keine erneute Kopula. 22 Uhr läuft das ♀ herum, seine Haare sind naß und an der Schwanzwurzel verklebt (Ejakulat?). Anschließend wieder schwache Paarungsspiele, aber wahrscheinlich keine neue Kopula.

28. 6.: Keine Paarungsspiele mehr.

Bemerkenswert an den Beobachtungen KNECHTS ist u. a. die über viele Stunden ausgedehnte Kopula. Diese Erscheinung ist jedoch für Marsupialier bekannt und wird auch von EWER (1968) für die zu den Dasyuridae gehörende Art *Sminthopsis crassicaudata* beschrieben.

### Trächtigkeitsdauer

Nach der eben beschriebenen, am 27. 6. erfolgten Paarung konnte KNECHT am 30. 6. ein leichtes Hervortreten der Zitzen beobachten. Am 2. 7. wurde bei dem graviden Tier eine leichte Schwellung des Bauches festgestellt, die dann am 8. 7. einen stärkeren Umfang angenommen hatte. Das Zitzenfeld zeigte jetzt eine leichte Rötung, und die Zitzen selbst waren deutlich sichtbar. Bei der Kontrolle am 11. 7. war die Geburt von 10 Jungen erfolgt, wobei jedoch der Geburtsvorgang selbst leider nicht beobachtet wurde. Zwischen Kopula und Geburt waren demnach gut 13 Tage vergangen.

Diese Trächtigkeitsdauer konnte noch bei einem zweiten ♀ annähernd bestätigt werden. Zu den von mir seit Ende Januar 1969 getrennt gehaltenen ♀♀ wurden von Mitte März ab für kürzere oder längere Zeit in Abständen von mindestens 10 Tagen ♂♂ beigegeben und anschließend die ♀♀ jeden Tag kontrolliert. Am 26. Juli wurden bei ♀♀ C 2 Junge festgestellt, die im Laufe des Vortages oder während der Nacht geboren sein mußten. Das letzte Zusammensein mit 2 ♂♂ hatte vom 12. bis 15. 7. stattgefunden. Bei Annahme einer bald nach dem Zusammenbringen der Geschlechter vor sich gegangenen Kopula würde die Tragezeit wiederum längstens etwa 13 Tage betragen haben, jedoch kann hier eine etwas kürzere Dauer nicht ganz ausgeschlossen werden.

### Wurfgröße

Die von GEWALT (1968) beobachtete Anzahl von 11 Jungen stellte bis dahin die höchste Wurfgröße bei der Gattung *Marmosa* dar. Diese wird in meinen Zuchten noch etwas übertroffen.

Außer Betracht lasse ich im folgenden die ♀♀, die schon mit weiterentwickelten

Jungen (♀ D) oder mit Jungen an den Zitzen (♀ E) in Bonn eintrafen, da die Möglichkeit besteht, daß bei ihnen bereits einige Wurfangehörige verlorengegangen waren. Aber auch dann, wenn die Jungen gleich oder doch bald nach der Geburt entdeckt wurden, ist solches nicht auszuschließen, wie einige gleich noch zu besprechende Beobachtungen aus dem Jahr 1969 wahrscheinlich machen; denn nur die Jungen bleiben erhalten, die den Weg zu einer Zitze der Mutter finden. Wie dies vor sich geht, wissen wir nicht, da wohl noch niemals eine Geburt bei *Marmosa* beobachtet wurde. Es ist jedoch anzunehmen, daß das Auffinden der Zitzen von den Jungen selbst aktiv vorgenommen werden muß. Weiterhin können im günstigsten Falle nur so viele Junge erhalten bleiben, wie Zitzen vorhanden sind. GEWALT gibt deren Zahl mit 13 an, was mit meinen eigenen Zählungen übereinstimmt. Werden mehr als 13 Junge geboren, müssen die überzähligen zugrunde gehen. Sichere Auskunft über die Wurfgröße wird daher nur die Untersuchung eines graviden ♀ ergeben, was bisher aber offenbar niemals erfolgt ist.

Unter den 1968 in Bonn zur Fortpflanzung gekommenen ♀♀ hatte A die mögliche Höchstzahl von 13 Jungen, ♀ B 12 und ♀ C 11 Junge. Im Jahr 1969 wurde eine annähernd gleichhohe Zahl, nämlich 10 Junge, nur bei dem von KNECHT betreuten Jungweibchen beobachtet.

Hingegen wurden bei dem von OHLERT gehaltenen Jungweibchen nur 3 Nachkommen festgestellt. Bei einem weiteren Jungweibchen saß zur Zeit des Auffindens nur 1 Junges an einer Zitze, das aber tags darauf spurlos verschwunden war. Schließlich hatte ♀ C, bei dem im Vorjahre 11 Junge festgestellt worden waren, am Morgen nach erfolgter Geburt nur 2 angesaugte Junge, von denen eines am Nachmittag desselben Tages ebenfalls verschwunden war. Obwohl in den letztgenannten Fällen mit Sicherheit anzunehmen ist, daß eine größere Anzahl von Jungen geboren wurde, gelang es doch nicht, noch irgendeine Spur von ihnen in den Schlafkästchen oder im Käfig zu finden.

Da zum Zweck einer späteren genaueren Untersuchung stets einige Junge von den

♀♀ abgenommen und konserviert wurden, noch bevor das Geschlecht erkannt werden konnte, kann in den meisten Fällen über den zahlenmäßigen Anteil der Geschlechter innerhalb eines Wurfs nichts ausgesagt werden. Nur bei dem von KNECHT erzielten Wurf blieben die Jungen bis zum Erkennen des Geschlechts vollzählig beisammen. Das Verhältnis zwischen ♂♂ und ♀♀ betrug 6:4.



Abb. 5. Hinteransicht der Zwergbeutelratte mit 14 Tage alten Jungen (Aufnahme: H. DISCHNER)

### Entwicklung der Jungen

Während der postembryonalen Entwicklung der Jungen können drei



Abb. 6 (oben). Zwergbeutelratte mit 14 Tage alten Jungen an den Zitzen — Abb. 7 (unten). Zwergbeutelratte mit 12 Jungen im Alter von 26 Tagen an den Zitzen (Aufnahme: H. DISCHNER)

Stadien unterschieden werden, die naturgemäß langsam ineinander übergehen und, je älter die Jungen werden, eine gewisse zeitliche Variation im Entwicklungsfortschritt bei den einzelnen Würfen und auch bis zu einem gewissen Grade innerhalb eines Wurfes erkennen lassen.

1. Das Zitzen-Haftstadium, bei dem die Jungen fest an den Zitzen der Mutter angesaugt bleiben und ständig mit herumgetragen werden (Abb. 5, 6, 7).
2. Das Nestlingsstadium, bei dem die Jungen tagsüber an und auf der Mutter im Nest sitzen und zu gegebener Zeit an den Zitzen saugen, nachts jedoch im Nest zurückgelassen werden (Abb. 8, 9).
3. Das Stadium der Entwöhnung und des Selbständigwerdens, das dann mit der eintretenden Geschlechtsreife endet.

Das Neugeborene von *Marmosa* hat im Vergleich zu dem eines Monodelphiers ein noch durchaus embryonales Aussehen. Der völlig nackte Körper erscheint in einem zart-rötlichen Ton. Abb. 10 zeigt ein dem ♀ C abgenommenes Junges, das etwa einen halben Tag alt ist. Es hat eine gekrümmte Körperhaltung, wobei der Längsdurchmesser

der Krümmung etwa 8 mm beträgt. Der Mund ist bis auf eine vordere rundliche Öffnung geschlossen. Die noch unter der transparenten Haut verborgenen Augen zeichnen sich durch einen dunklen Ring ab. Auch die Ohren sind noch nicht frei, sondern von der die Körperraußenseite abschließenden Haut überdeckt. Relativ gut entwickelt sind die Vorderextremitäten, deren stummelförmige Zehen bereits mit kleinen Krallen versehen sind. Dieser etwas fortgeschrittene Entwicklungszustand entspricht der wichtigen Funktion, die den Vorderfüßen gleich nach der Geburt als Greif- und Fortbewegungsorgane zukommen dürfte, um sich im mütterlichen Fell festzuhalten und bis zu einer der Zitzen zu gelangen. Dagegen sind die Hinterextremitäten in ihrer Entwicklung noch weit zurück und offenbar zunächst funktionslos. Der Schwanz ist nur als kurzes Anhängsel ausgebildet. Das Gewicht des Neugeborenen betrug 0,09 g.

Der embryonale Zustand der neugeborenen Zwergbeutelratte kommt bei folgender Gegenüberstellung deutlich zum Ausdruck, bei der ich die mir vorliegenden Gewichte einer afrikanischen, in der Körpergröße vergleichbaren Muridenart, *Praomys morio*, verwende: Ihre als Nesthocker nackt und blind zur Welt kommenden Jungen haben ein durchschnittliches Geburtsgewicht von 2,43 g; sie sind also, ganz abgesehen von ihrem viel weiter fortgeschrittenen Entwicklungszustand etwa 27mal schwerer als die neugeborenen Zwergbeutelratten.



Die Jungen umfassen die Zitze außerordentlich fest, so daß sie nur mit einiger Gewalt abzulösen sind. Sie sitzen in regelloser Anordnung eng zusammen auf dem Zitzenfeld, das auf den ersten Blick das Aussehen einer großen Geschwulst hat, wie schon von GEWALT hervorgehoben. Anfangs merkt man dem Weibchen äußerlich nicht an, daß es Junge an seinen Zitzen mit sich trägt. Später, wenn die Jungen größer werden, nimmt es einen etwas stehenden breit- und hochbeinigen Gang an, indem es die Hinterbeine steiler stellt, wie dies von GEWALT in einer Abbildung dargestellt wurde. Abb. 7 zeigt die Jungentraube in etwas weiter fortgeschrittenem Entwicklungszustand.

Um die Fortentwicklung nach der Geburt genauer zu verfolgen, wurden von den zur Verfügung stehenden ♀♀ in unterschiedlichen Zeitabständen einzelne Junge abgenommen, ge-

Abb. 8 (oben). Zwergbeutelratte mit ihren 35 Tage alten Jungen im Nestlings-Stadium — Abb. 9 (unten). Zwergbeutelratte mit ihren 49 Tage alten Jungen im Nestlings-Stadium

wogen und untersucht. Die den Fortschritt am deutlichsten demonstrierende Gewichszuwachskurve ist in Abb. 11 dargestellt. Ferner zeigt Abb. 12 die fortschreitenden Stadien der Entwicklung, die vor allem die Größenzunahme erkennen lassen. Dazu noch folgende Einzelheiten, zunächst während der Zitzenhaftzeit, die bis zum 25. bis 30. Lebenstag währt.

Bei einem 12 Tage alten Zitzenjungens von ♀ C zeichnen sich unter einem dünnen Oberflächenhäutchen kleine, noch festanliegende und nach vorn geklappte Ohrklappen ab. Auf dem Oberkopf sind unter dem Binokular spärlich hervorsprossende kurze Härchen zu erkennen. Mit dem Größerwerden des gesamten Körpers haben sich auch die Hinterfüße stärker entwickelt, so daß sich nunmehr die 5 Zehen deutlich abheben. Das abgenommene Tierchen streckt seinen Körper aus der normalerweise im Ruhezustand etwas gekrümmten Lage und vollführt mit den Händen abwechselnde Greifbewegungen. Dabei gibt es fast ununterbrochen leise ce-ce-ce-Laute von sich, die als Verlassenseinsrufe zu deuten sind und offenbar das ♀ veranlassen, wie in der Literatur beschrieben (BEACH 1939, GEWALT 1968), das verlorengegangene Junge zu suchen und wieder aufzunehmen. Diese Rufe wurden von allen abgenommenen Jungen während der Zitzen-Haftzeit gehört.

Ein 19 Tage altes Junges aus dem gleichen Wurf hat die kurzen dicken Ohrklappen bereits frei und nach hinten gerichtet. Die Augen markieren sich durch eine schwache Vorwölbung, sind aber noch fest geschlossen. Dem bloßen Auge erscheint der Körper noch nackt, bei stärkerer Vergrößerung jedoch erkennt man auf der ganzen Oberseite feine weiße Härchen; auch auf der Unterseite ist jetzt ein dünner Haarwuchs erkennbar. An den Zehen der Hinterfüße entwickeln sich kleine Krallen.

Bei einem 23 Tage alten Jungen sind längere Sinneshaare hinter der Nasengegend und in der Kehlgegend festzustellen. Die Mundspalte hat sich erweitert, ist aber im letzten Drittel noch durch ein Häutchen geschlossen. Erst bei einem 29 Tage alten Tierchen ist sie bis zum Hinterrand frei. Jetzt macht sich auch eine bräunliche Färbung der noch kurzen Rückenbehaarung bemerkbar.

In dieser Zeit, und zwar zwischen dem 25. und 30. Lebenstage, endet das Zitzenhaftstadium. Die Jungen treten nun in das Nestlingsstadium ein, d. h. sie bleiben des Nachts allein im Nest zurück. Während die Jungen von ♀ C am 26. Lebenstage noch fest an den Zitzen hafteten, wurden sie nach Erreichen des 32. Lebenstages erstmalig abends allein im Nest angetroffen, während sich die Mutter außerhalb des Schlafkästchens aufhielt. Bei den Jungen von ♀ B wurde dies am 31., bei einem anderen Wurf (Beobachtung KNECHT) aber schon am 25. Lebenstag beobachtet.

Ein wesentlicher Entwicklungsschritt im Nestlingsstadium ist das Öffnen der Augen, das im Alter von 35 bis 40 Tagen erfolgt. Die Jungen sind jetzt schon außerordentlich lebhaft und beweglich, sie vermögen sich mit ihren Füßen fest an Gegenständen anzuhalten und zu klettern. Das Haarkleid entwickelt sich kräftig weiter und nimmt oberseits einen stark bräunlichen Ton an. Der Schwanz, der bisher weit kürzer als der Körper war, macht ein stetiges allometrisches Wachstum durch. Bei einem 49 Tage alten Jungen von ♀ A hat er die Kopf-Rumpf-Länge bereits etwas überschritten, bei anderen trat dies ein wenig später ein, wie jetzt überhaupt ganz allgemein die einzelnen



Abb. 10. Neugeborenes (etwa 1/2 Tag alt) von *Marmosa murina* (Aufnahme: E. DISCHNER)

Entwicklungsschritte zeitlich etwas stärker variieren. Öffnet man am Tage das Schlafkästchen, sieht man die Jungen teils an den Zitzen saugen, teils neben der Mutter liegen oder auf ihr herumkriechen (Abb. 9).

Zwischen dem 60. und 65. Lebenstag wird die Nestlingszeit beendet, und die nun sehr gewandt laufenden und kletternden Jungen verlassen abends den Schlafkasten. Bei den Sprößlingen von ♀ B wurde dies erstmalig am 61., bei denen von ♀ A und E am 62. Lebenstag beobachtet. KNECHT sah 1 Junges bereits schon am 60. Tag nach der Geburt schon einmal kurz außerhalb des Nestes. Damit gehen die Jungen nun zur Aufnahme fester Nahrung über, und gelegentlich überrascht man sie am Futternapf. Meist allerdings verschwinden sie bei der mit der Beobachtung verbundenen Störung in den Schlafkasten. Ein Transport auf dem Rücken der Mutter, wie er in älterer Literatur angegeben wird, wurde von mir niemals beobachtet, ein gelegentliches Vorkommen soll damit jedoch nicht in Abrede gestellt werden (vergl. GEWALT 1968). Die Käfighaltung gibt in dieser Beziehung zweifellos nicht genügende Beobachtungsmöglichkeit. Es darf angenommen werden, daß in der freien Natur die Jungen von der Mutter zunächst geführt werden, bzw. ihr auf ihren nächtlichen Nahrungsausflügen folgen.

In dieser Zeit der Entwöhnung macht sich in der Gewichtszuwachskurve (Abb. 11) eine deutliche Verzögerung bemerkbar. Während die Kurve in den ersten Wochen nach der Geburt zunächst einen langsamen, dann einen gleichmäßig und ziemlich steil ansteigenden Verlauf nimmt, macht sich schon bisweilen vom 55. Lebenstag an eine

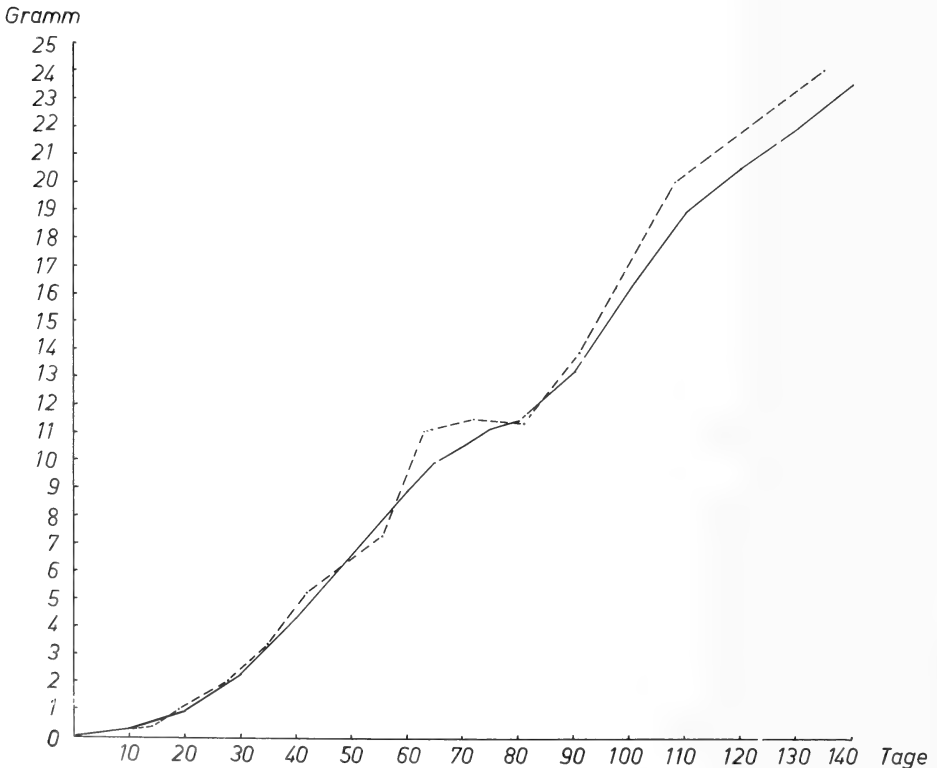


Abb. 11. Gewichtszuwachskurve der jungen Zwergbeutelratten — Durchgezogene Linie: Durchschnittsgewicht von 3 verschiedenen Würfen, gestrichelt: Gewichte der Jungen aus einem Wurf (♀ A)



Abb. 12. Fortschreitende Entwicklungsstadien bei *Marmosa murina*. Obere Reihe:  $\frac{1}{2}$  bis 1 Tag, 12 Tage, 19 Tage, 23 Tage, 29 Tage; untere Reihe: 35 Tage, 50 Tage, 75 Tage (Alkoholpräparate) (Aufnahme: H. DISCHNER)

Verlangsamung oder ein Stillstand der Gewichtszunahme, ja bisweilen sogar eine geringe Gewichtsabnahme bemerkbar. Erst nach etwa 1 bis 2 Wochen wird diese Stagnation überwunden, und das Gewicht steigt nun wieder mehr oder weniger stetig an.

Naturgemäß ist die Gewichtszunahme auch individuell sehr verschieden, selbst bei Jungen ein und desselben Wurfes. Ganz allgemein ist das Durchschnittsgewicht der ♂♂ größer als das der ♀♀. Bei erwachsenen Tieren wurde für 10 ♂♂ ein Gewicht von 65,2 (51–75) und bei 10 ♀♀ ein solches von 53,7 (44,5–68) g festgestellt. Es ist dabei allerdings zu berücksichtigen, daß in Gefangenschaft gehaltene Tiere leicht zu stärkerem Fettansatz neigen. Wie stark bei den Jungen im fortgeschrittenen Entwicklungszustand der Unterschied sein kann, zeigt folgende Gegenüberstellung:

Alter der Jungen von ♀ (Knecht)	Gewicht der Jungtiere in g	
	♂♂	♀♀
83 Tage	16,55, 15,10, 14,17, 13,40	14,72, 14,60, 14,00, 13,90
106 Tage	30,15, 29,55, 28,92, 25,95	24,48, 24,28, 23,30
149 Tage	44,75, 41,15, 35,05, 31,95	31,75, 31,70, 27,85
178 Tage	50,00, 41,05, 33,80	39,65, 31,90

Die Gefangenschaftsbeobachtungen können keine Auskunft darüber geben, wann in der freien Natur die Jungen ihre Mutter endgültig verlassen und ein eigenes unabhängiges Leben führen. Werden die Jungen im gleichen Käfig zusammen mit der Mutter belassen, benutzen die aneinander gewöhnten Tiere meist das gleiche Schlafkästchen. Dies ist auch der Fall, wenn sie bereits als erwachsen gelten können.

Die im Jahre 1968 geborenen Zwergbeutelratten waren mit Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode im Frühjahr bzw. Sommer 1969 geschlechtsreif und kamen, wie die Beobachtungen gezeigt haben, zur Fortpflanzung. Bei dem von KNECHT gehaltenen Pärchen, das aus den im Juni 1968 gezeitigten Würfen zusammengestellt war, zeigte, wie oben erwähnt, das ♂ bereits Ende Februar 1969 sexuellen Betätigungstrieb, der

sich zunächst in gelegentlichen, dann zunehmenden Verfolgungen des ♀ äußerte, bis es dann Ende Juni des Jahres zur erfolgreichen Kopula kam.

### Zusammenfassung

Die sich über 20 Monate erstreckenden Beobachtungen an *Marmosa murina* deuten darauf hin, daß eine lang ausgedehnte Fortpflanzungsperiode (vom zeitigen Frühjahr bis gegen Ende des Sommers) von einer geschlechtlichen Ruheperiode abgelöst wird. Die Vereinigung der Geschlechter kann sich über viele Stunden hinziehen. Als Trächtigkeitsdauer werden etwa 13 Tage festgestellt. Die höchste Zahl der Jungen in einem Wurf betrug 13 und entsprach damit der Anzahl der vorhandenen Zitzen. Die Jungen werden in einem sehr embryonalen Zustand geboren (Geburtsgewicht 0,09 g). In ihrer postembryonalen Entwicklung lassen sich drei Stadien unterscheiden: Das Zitzen-Haftstadium, bei dem die sich fest an den Zitzen der Mutter ansaugenden Jungen ständig mitherumgetragen werden, das Nestlingsstadium, bei dem die Jungen nachts von der Mutter im Nest zurückgelassen werden, und das Stadium der Entwöhnung und des Selbständigwerdens. Die zeitliche Folge einzelner Entwicklungsschritte (Öffnung der Mundspalte, Freiwerden der Ohren, Öffnung der Augen, Wachstum des Haarkleides u. a.) wird beschrieben und das Wachstum an Hand von Fotos und einer Gewichtszuwachskurve dargestellt. Die Jungen werden, je nach ihrem Entwicklungszustand, mit Beginn oder im Laufe der nächsten Fortpflanzungsperiode geschlechtsreif.

### Summary

#### *Contribution to the propagation of the Murine Opossum Marmosa murina (Didelphidae, Marsupialia)*

The observations of *Marmosa murina*, extending over the time of 20 months, indicate that a long expanded period of propagation (from early spring until the end of summer) is replaced by a period of sexual repose. The copulation of the sexes can last for hours. The period of pregnancy lasts for about 13 days. The utmost number of young in a litter was 13, by this corresponding with the number of nipples. The young are born in a very embryonal condition (birth-weight 0,09 g). In the postembryonal development three stages can be distinguished: the stage of nipple-adherence, during that the youngs are permanently carried about being sucked tightly to the nipples of their mother, the nestling-stage, during that the mother leaves their youngs in the nest at night, and the stage of weaning and becoming independent. The temporal continuation of the several steps of development (the mouth's cleft opening, the ears becoming free, the eyes opening, growth of the fur and others) is described and the growth is figured by means of fotos and a diagram of weight-increase. The youngs reach the stage of propagation at the beginning or during the next propagation's period, as their state of development may be.

### Literatur

- BEACH, Fr. A. (1939): Maternal behavior of the pouchless Marsupial *Marmosa cinerea*. J. Mammalogy 20, 315—322.
- EISENTRAUT, M. (1955): A propos de la température de quelques mammifères de type primitif. Mammalia 19, 437—443.
- Temperaturschwankungen bei niederen Säugetieren. Z. Säugetierkunde 21, 49—52.
- EWER, R. F. (1968): A preliminary survey of the behaviour in captivity of the Dasyurid Marsupial, *Sminthopsis crassicaudata* (Gould). Z. Tierpsychologie 25, 319—365.
- GEWALT, W. (1968): Kleine Beobachtungen an selteneren Beuteltieren im Berliner Zoo. V Zwergbeuteltier (Marmosa mexicana Merriam, 1897). Der Zool. Garten 35, 288—303.
- HALTENORTH, TH. (1958): Klassifikation der Säugetiere. in: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, 16. Lief. Berlin: W. de Gruyter & Co.
- HEDIGER, H. (1958): Das Verhalten der Beuteltiere (*Marsupialia*), in Handbuch der Zoologie, Bd. 8, 18. Lief. Berlin: W. de Gruyter & Co.
- MORRISON, P. and McNAB, B. K. (1962): Daily torpor in a Brazilian Murine Opossum (*Marmosa*). Comp. Biochemistry and Physiology 6, 57—68.
- TATE, G. (1933): Systematic revision of the Marsupial Genus *Marmosa*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 66, 1—250.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. M. EISENTRAUT, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 160



# Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (*Suncus etruscus* Savi, 1832)

VON PETER VOGEL

Eingang des Ms. 7. 12. 1969

Anlässlich eines Aufenthaltes an der Biologischen Station Tour du Valat in der Camargue (Frankreich) war es möglich, fünf lebende Etruskerspitzmäuse zu fangen und diese längere Zeit an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel zu halten. Die Biologie dieses Insektenfressers, der als kleinstes Säugetier der Erde gilt, ist noch nahezu unbekannt. Da zur Zeit eine umfangreichere Untersuchung über die Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der drei einheimischen Spitzmausgattungen *Crocidura*, *Sorex* und *Neomys* vor dem Abschluß steht (VOGEL, in Vorbereitung) bilden die an *Suncus* gemachten Beobachtungen eine willkommene Ergänzung<sup>1</sup>.

## Fundort

Das Verbreitungsgebiet von *Suncus etruscus* ist nach ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) circummediterran und reicht im Osten bis nach Indien. Für Europa haben KAHMANN und ALTNER (1956) durch großangelegte Gewölluntersuchungen gezeigt, daß diese Art durchaus nicht selten ist. In jenen südeuropäischen Gebieten, wo die Nachweise noch fehlen, ist meistens eine methodisch einwandfreie Nachsuche noch nicht durchgeführt worden. Vereinzelt Fänge sind auch durch Zufall geglückt, so z. B. der einzige Nachweis für die Schweiz (GHIDINI 1911). Daß die Etruskerspitzmaus in der Camargue keine Ausnahmerecheinung ist, berichtete bereits DECHAMBRE (1939), der bei Salin de Badon aus 50 Gewöllern 13 Schädel isolieren konnte. Weitere Nachweise durch Gewöllfunde aus demselben Gebiet wurden durch BAUER und FESTETICS (1958) erbracht.

## Biotop

Als Biotop gibt HAINARD (1949) an: „... vit dans les broussailles et pénètre quelque fois en hiver dans les granges et habitations.“ KAHMANN und ALTNER (1956) vermuten für Korsika, Sardinien und Sizilien unter Berücksichtigung der Jagdräume der Schleiereule u. a. zerfallenes Mauerwerk verlassener Häuser, Schutthügel, Unratplätze, Terrassen des Garten- und Landbaues, Legmauern in der Campagna, Bach und Sumpfränder, Flußufer, lichter Niederwald, Säume der Maquis usw. BAUER und FESTETICS (1958) beschränken sich in ihrer Arbeit auf die Fundortsangaben und einen taxonomischen Hinweis. Stellt man jedoch die sechs Gewöllaufsammlungen den Nachweisen gegenüber, so ergibt sich eine interessante Verteilung:

<sup>1</sup> Für die Unterstützung dieser Arbeit spreche ich Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN (Basel) und Herrn Dr. L. HOFFMANN (Tour du Valat) meinen besten Dank aus, ebenso Herrn MARCHAND (Salin de Giraud) für die Erteilung der Fangbewilligung. Frau Dr. M. NEFF (Basel) danke ich herzlich für die Durchsicht des Manuskriptes.

Tour du Valat	1 Gewöllschädel
Cabane noir	—
Salin de Badon	—
Le Pèbre	1 Gewöllschädel
Amphise Ruines	12 Gewöllschädel
Montmajour	—

Amphise nimmt dabei eine deutliche Vorrangstellung ein, unterscheidet sich aber von den anderen Orten nur dadurch, daß das Gebäude unbewohnt und stark zerfallen ist. Dies legt die Annahme nahe, daß in der Camargue nicht die weiteren Jagdräume



Abb. 1. Typischer Biotop von *Suncus etruscus* (Fangort)

der Schleiereule, sondern deren Aufenthaltsort, die Ruine selbst den bevorzugten Biotop darstellt. Als Fangort wurde deshalb ebenfalls eine Ruine gewählt, zuerst ohne Erfolg ein gänzlich zerfallener Schafstall. Ein bis zur Hälfte eingestürztes, unbewohntes Landhaus (Tourvieille) erwies sich als günstig (Abb. 1). Auf Grund der Fänge und nach dem Ergebnis einer am Fangort gemachten Gewöllaufsammlung (Tab. 1) darf angenommen werden, daß es sich dabei um einen Biotop

handelt, welcher der Etruskerspitzmaus optimale Bedingungen bietet.

Das Gebäude liegt ca. 7 km vom Meer entfernt inmitten von feuchten Viehweiden, die durch Entwässerungskanäle einigermaßen trocken gehalten werden. Der Boden um das Gemäuer ist trocken und sandig. Unbegreiflicherweise fingen sich in den Fallen keine *Crocidura*-Arten, obwohl diese sonst überall in der Camargue mit Leichtigkeit gefangen werden können. Es besteht die Möglichkeit, daß *Suncus* in diesem Biotop alleiniger „Hausbewohner“ ist, während sich die anderen Spitzmausarten erst in der weiteren Umgebung im Gras und in Gebüsch finden. Daß sie ebenfalls vorhanden

Tabelle 1

Säugeranteil aus den Schleiereulengewöllen vom Fangort

<i>Suncus etruscus</i>	18 Schädel	7,1 Prozent
<i>Crocidura russula</i>	62 Schädel	24,4 Prozent
<i>Crocidura suaveolens</i>	73 Schädel	28,7 Prozent
<i>Micromys minutus</i>	2 Schädel	0,8 Prozent
<i>Apodemus sylvaticus</i>	21 Schädel	8,3 Prozent
<i>Rattus norvegicus</i>	1 Schädel	0,4 Prozent
<i>Mus musculus</i>	52 Schädel	20,5 Prozent
<i>Pitymys duodecimcostatus</i>	6 Schädel	2,3 Prozent
<i>Microtus agrestis</i>	19 Schädel	7,5 Prozent

sind, geht klar aus den Schleiereulengewölln hervor, die am Fangort gesammelt werden konnten. Die 254 isolierten Schädel gehören zu den neun Arten, wobei *Crocidura suaveolens* an erster Stelle steht (Tab. 1).

Diese Ergebnisse bestätigen einen Teil der von KAHMANN und ALTNER vermuteten Biotope. Die Möglichkeit, daß die Etruskerspitzmaus in der Camargue auch freies Gelände, Grasland oder Wald bewohnt, scheint auf Grund der Gewöllfunde nicht sehr wahrscheinlich.

### Fangmethode

Als Fallen wurden leere Konservenbüchsen (à ca. 1 Liter) verwendet, die entlang den Mauern ebenerdig eingegraben wurden. Das verabreichte Fleisch, das von anderen Spitzmäusen bevorzugt gefressen wird, wurde verschmährt; die Tiere konnten demnach nur durch die Fallgrubenwirkung gefangen werden. Vier der gefangenen Tiere waren bei der Kontrolle bereits in der „Hungerstarre“ und konnten nur noch mit gelöstem Traubenzucker nach der Methode von CROWCROFT (1951) gerettet werden. Kontrollen erfolgten zwei- bis dreimal pro Tag.

### Haltung der Tiere

Da die Crocidurinae im allgemeinen verträglich sind (VOGEL 1969), wurden die Etruskerspitzmäuse anfänglich zu zweit in kleinen Plexiglasgefäßen (30×20×20 cm) gehalten. Es zeigte sich bald, daß diese Behälter zu klein waren, da diese Art aggressiver ist als ihre größeren Verwandten, wenn auch weniger extrem als die einheimischen Rotzahnspeitzmäuse. Immerhin war dem Männchen, das sich mit dem graviden Weibchen in der gleichen Falle fing, der rechte Unterarm gebrochen worden; dem andern Männchen wurde im Käfig vom gleichen Weibchen der Schwanz so verbissen, daß er innerhalb von zwei Wochen nach und nach abstarb. Auch sonst schienen die Tiere in ihrem Verhalten gestört; sie waren sehr träge und bauten keine Nester. Ein Tier, dem vorübergehend in einem Käfig die verschiedensten Unterschlupfmöglichkeiten geboten wurden, bevorzugte als Aufenthaltsort Ritzen in einem Haufen kleiner Steinplatten. Bei dieser Haltung wurde das Tier sofort viel aktiver. Bedeutend größere Käfige (70×30×30 cm) mit mehreren Backsteinen als „Klettergarten“ kamen diesem Bedürfnis entgegen. Von da an normalisierte sich ihr Verhalten, sie bauten gemeinsame Schlafnester und zeigten sich nur noch bei Futterneid unverträglich.

Die Käfige waren in einem ungeheizten Raum untergebracht. Die Temperatur schwankte im Sommer etwas weniger als die Außentemperatur von 15 bis 30°C, wobei die durchschnittliche Temperatur um 20°C lag. Nach dem Kaltwettereinbruch Ende August wurde der Wurfkäfig zusätzlich durch eine Wärmelampe schwach geheizt, so daß die Temperatur nicht unter 15°C absinken konnte.

Als Futter wurden zuerst nur Mehlwürmer verabreicht, später zusätzlich Fliegen, Heu-



Abb. 2. Adulte Etruskerspitzmaus beim Angriff auf eine Hausgrille (Natürl. Größe)

schrecken und Grillen (Abb. 2). Als einzige Spitzmausart haben die Etruskerspitzmäuse bei mir bisher jegliches Wirbeltierfleisch verschmäht. Es ist noch nicht geglückt, ein vollwertiges Ersatzfutter zu finden, das allen Anforderungen entspricht. Die Gewichtszunahme während der ersten zehn Tage zeigt denn auch, daß die Tiere überfüttert sind (Tab. 2). Ein bei einem Ausbruch am 4. Juni verunglücktes Tier wies bereits gravierende Fettpolster in Schulter- und Lendengegend auf.

Tabelle 2  
Zunahme des Gewichtes in der Gefangenschaft

Nr.	Sex	Fangdatum	Fanggewicht g	Gewicht 2. 6. 69 g
1	♂ gravid	23. 5. 1969	2,0	2,5
2		24. 5. 1969	1,8	2,3
3		24. 5. 1969	2,8	3,4
4		25. 5. 1969	1,4	2,2
5		25. 5. 1969	2,1	2,3

### Beobachtungen zum Verhalten der Tiere

Über das Verhalten, insbesondere das Jagdverhalten, haben bereits KOCH und VASSEROT (1957) ausführlich berichtet. Es soll deshalb nur eine abweichende Beobachtung festgehalten werden. Das von den beiden Autoren gepflegte Tier war leicht von Hand zu fangen und erwies sich überhaupt als erstaunlich zahm. So ließ es sich z. B. ohne weiteres in die Hand nehmen. Alle von mir gehaltenen Tiere zeigen sich dagegen äußerst scheu, jedes Geräusch in der Nähe läßt sie blitzartig verschwinden. Sogar im kleinen Käfig sind sie von Hand kaum einzufangen. Im Gegensatz dazu sind die einheimischen *Crocidura*-Arten in ihrer Bewegungsweise langsam und plump; einzig die Waldspitzmäuse lassen sich in dieser Hinsicht mit den Etruskerspitzmäusen vergleichen, wobei auch sie in kürzester Zeit futterzahm werden. Die fehlende Scheu bei dem oben erwähnten Tier muß deshalb als individuelle Eigenschaft gewertet werden. Wie weit sie durch einen schlechten physiologischen Zustand bedingt war, läßt sich nicht sagen, da lediglich über kurzfristige Beobachtungen berichtet wurde, jedoch nicht über einen allfälligen Tod oder das weitere Schicksal dieses Tieres.

### Fortpflanzung

Das Tier Nr. 3 zeigte bereits bei der Gefangennahme deutlich angeschwollene Zitzen, was ein Zeichen von Laktation oder Gravidität ist. Es war auch auffallend breit, und sein Gewicht überstieg bereits um 0,3 g das normale Maximum (Normalgewicht 1,5 bis 2,5 g), so daß auf eine wahrscheinliche Trächtigkeit geschlossen werden konnte. Auf Grund des intensiven Fellwechsels mußte das Tier der Altersklasse „old adult“ (DEHNEL 1949) angehören. Der Transport am 26. Mai nach Bern wurde gut überstanden, ebenso von dort die Reise am 30. Mai nach Basel. Die Gewichtszunahme bis zur Geburt ist in Tab. 3 zusammengestellt.

Es fällt auf, daß das Gewicht in den kontrollierten 6 Tagen vor der Geburt konstant blieb. Dies ist sehr erstaunlich, nehmen doch die graviden Spitzmäuse anderer Arten im letzten Schwangerschaftsdrittel am stärksten zu, während in der ersten Hälfte über-

Tabelle 3

## Gewichtszunahme des graviden Weibchens

Datum	24. 5.	28. 5.	29. 5.	30. 5.	31. 5.	1. 6.	2. 6.	3. 6.	12. 6.
Gewicht in g	2,8	3,46	3,29	—	3,35	3,42	3,41	Geburt	1,94

haupt keine Gewichtszunahme zu verzeichnen ist. Da eine Resorption von Jungen zu einem so späten Zeitpunkt kaum mehr in Frage kommt, findet das Phänomen dieser Gewichtskonstanz vorderhand keine Erklärung. Es scheint dies jedoch typisch für die Etruskerspitzmaus zu sein, denn beim III. Wurf konnte vom 22. zum 26. Schwangerschaftstag sogar ein Gewichtsverlust von 0,1 g festgestellt werden.

Das Verhalten des Weibchens im Zusammenhang mit der Geburt war sicher gestört. Die Ursache dafür läßt sich nicht finden, da viele Faktoren beteiligt sein können. Das auffälligste Fehlverhalten bestand darin, daß kein Nest gebaut wurde. Die Jungen fanden sich unerwartet am Morgen des 3. Juni unter einem Moospolster auf bloßer Erde. Obschon die Mutter ständig bei den Jungen weilte, zeigte es sich bei zwei Tieren, die zu histologischen Untersuchungszwecken fixiert wurden, daß der Magen keine Milch enthielt. Am nächsten Morgen lebten noch alle drei der bei der Mutter belassenen Jungen; am Mittag waren zwei davon verhungert und das dritte starb gegen den Abend des zweiten Tages. Die toten Tiere wurden nicht an- oder aufgefressen. Nach der Erfahrung mit über hundert Spitzmauswürfen anderer europäischer Arten werden nur Frühgeburten gefressen. Diese Tatsache sowie das relativ lange Überleben der Jungen und der mit den später erfolgten normalen Würfen übereinstimmende Geburtszustand zeigen, daß es sich kaum um Frühgeburten handeln konnte und die Ursache für den Tod der Jungen bei der Mutter gesucht werden muß.

Nach dem Tod der Jungen wurde dem Weibchen sofort ein Männchen beigelegt. Dieses mußte jedoch bereits nach zwei Wochen wieder entfernt werden, damit die Wunden ausheilen konnten, die ihm in der Zwischenzeit vom Weibchen zugefügt worden waren. Nach diesen Erfahrungen wurde das Pärchen am 30. Juni in einem viel größeren Käfig erneut zusammengesetzt. Am 1. Juli war das Weibchen bereits brünstig; ganz zufällig konnten um ca. 18.30 Uhr während 10 Minuten die Aufreitversuche des Männchens beobachtet werden. Die Paarung verlief ähnlich wie bei der Hausspitzmaus, doch war keine kurzfristige Verankerung des Penis in der Vagina festzustellen. Am 12. Juli wurde unter einem Rindenstück ein Moosnest gebaut und von da an gemeinsam bewohnt. Das Verhalten schien sich normalisiert zu haben. Die Kontrolle am 18. Juli brachte eine scheinbare Enttäuschung: Die Zitzen waren stark zurückgebildet und kaum mehr sichtbar(!), das Gewicht war auf 2,7 g gestiegen, was vorerst als massive Verfettung gedeutet wurde. Die Kontrolle am 25. Juli war dann eindeutig positiv. Die Zitzen standen wieder stark vor, das Gewicht betrug 2,9 g, und der Bauch schien typisch verbreitert. Am Morgen des 29. Juli (Kontrolle 7.15 Uhr) war sämtliches Moos aus dem Rindennest in ein am Vortag eingesetztes Gipsnest verfrachtet, in welchem sich zwei Neugeborene vorfanden. Da ihr Äußeres mit den Jungen des I. Wurfs übereinstimmte, wurde, um die Aufzucht nicht zu gefährden, in den ersten beiden Tagen auf Messungen verzichtet. Das Männchen ließ ich bei der Familie; es verbrachte die Zeit während der Aufzuchtperiode zu einem großen Teil im Nest bei den Jungen. Aggressives Verhalten zwischen den Eltern konnte kaum beobachtet werden.

Gewichtskontrollen am 11. August (2,9 g), am 20. August (3,3 g) und am 24. August (3,2 g) zeigten, daß das Weibchen trotz Laktation wieder gravid war. Der Nestbau erfolgte am 25. August; gleichzeitig war eine deutlich gesteigerte Aktivität und Freßlust zu verzeichnen. Die Jungen des III. Wurfs, vier an der Zahl, wurden am 26. August



Abb. 3. Neugeborene des III. Wurfes im Nest

zwischen 14 und 16 Uhr geboren (Abb. 3). Die Aufzucht erfolgte ähnlich wie beim II. Wurf, wobei jedoch nach jeder Störung die Jungen von der Mutter vorübergehend an einen andern Ort gebracht wurden.

Am 20. September wurden die Jungen entfernt. Das gravid scheinende Weibchen wog bereits 3,2 g. Die Geburt von erneut fünf Jungen erfolgte jedoch später als erwartet, nämlich erst am 27. September zwischen 14 und 18 Uhr. Auch

diesmal wurde das Weibchen sicher im Postpartumoestrus begattet. Der V. Wurf mit vier Jungen erfolgte am 30. Oktober zwischen 18 und 19 Uhr. Vier Stunden später wurde das Weibchen bereits wieder begattet, es erfolgte jedoch kein weiterer Wurf.

### Diskussion zur Tragzeit, Wurfgröße und Wurfzahl

Die *Tragzeit* konnte auf drei voneinander unabhängige Weisen übereinstimmend ermittelt werden:

1. Der vorgefundene Geburtszustand der Jungen im I. Wurf ließ sich mit dem 27. bis 28. Entwicklungstag der Hausspitzmaus korrelieren. Erfahrungen mit anderen Spitzmausarten zeigten, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit trotz unterschiedlicher Körpergröße übereinstimmen kann, was bedeutet, daß eine Tragzeit von 27 bis 28 Tagen zu erwarten ist. An den aufgezogenen Würfen bestätigte sich denn auch die völlige Übereinstimmung der Entwicklungsgeschwindigkeit mit jener der viel größeren Hausspitzmaus.

VAN DEN BRINK (1956) erwähnt zwar als Tragzeit 20 Tage, doch dürfte es sich dabei um eine sehr ungenaue Schätzung handeln. Für eine längere Tragzeit sprach auch der Umstand, daß bereits 10 Tage vor der Geburt eine beträchtliche Gewichtszunahme zu verzeichnen war, die bei einer Tragzeit von 20 Tagen kaum am 10. Tag, also ca. 4 Tage nach der Implantation, hätte erreicht werden können.

2. Die Zeitspanne von der beobachteten Begattung bis zum II. Wurf betrug  $27\frac{1}{2}$  Tage, der Wurf erfolgte am 28. Entwicklungstag. Da aus ethologischen Gründen das Männchen nach der Begattung nicht entfernt wurde, haftet auch dieser Zahl ein kleiner Unsicherheitsfaktor an.

3. Der III. Wurf in Gefangenschaft erfolgte am 27. August, also 29 Tage nach dem II. Wurf. Die Begattung mußte im Postpartumoestrus erfolgt sein, d. h. innerhalb der nächsten 24 Stunden nach der Geburt. Wird die zwischen der Geburt und Oestrus verstrichene Zeit abgerechnet, muß die Geburt am 28. Schwangerschaftstag erfolgt sein. Diese Beobachtung bestätigt die zweite Tragzeitberechnung, zeigt jedoch zusätzlich, daß bei gleichzeitiger Laktation und Gravidität keine Tragzeitverlängerung eintreten muß.

Anders lagen jedoch die Verhältnisse beim IV. und V. Wurf. Die Jungen beider Würfe wurden im Postpartumoestrus gezeugt, so daß Tragzeit und Laktationsperiode

zusammenfielen, wobei einmal vier, einmal fünf Junge gesäugt wurden. In beiden Fällen erfolgte eine Tragzeitverlängerung von vier und fünf Tagen. Die Übereinstimmung mit der Jungenzahl ist wahrscheinlich nur eine zufällige, obwohl bei verschiedenen Muriden mit steigender Jungenzahl eine entsprechende Verlängerung der Tragzeit einhergeht.

Die durchschnittliche *Wurfgröße* unseres Weibchens betrug 4 Junge (d. h. jeweils 5, 2, 4, 5 und 4 Junge). Ein getötetes Weibchen, das von NIORT (1950) beschrieben worden ist, trug 5 Embryonen. Diese wenigen Befunde reichen nicht aus, um die ganze Variationsbreite abzuschätzen. Das Gewicht der Neugeborenen beträgt jedoch ca. 10 Prozent des Adultgewichtes. Gleiche Verhältnisse finden sich bei der Hausspitzmaus; es können deshalb ähnliche Wurfgrößen erwartet werden, d. h. eine Jungenzahl von 1 bis 11, wobei der Durchschnitt wie bei den meisten Crocidurinae unter 5 liegen dürfte.

Die *Wurfzahl* wird von VAN DEN BRINK (1956) mit (1) bis 2 Würfen pro Jahr angegeben. Diese Zahlen sind sicher zu niedrig. Unser Weibchen muß auf Grund der großen Zitzen beim Fang bereits in Freiheit einen Wurf gesäugt haben, da es sich später herausstellte, daß das Gesäuge erst kurz vor der Geburt deutlich sichtbar wird (vergl. Seite 177). Die erste (?) Konzeption mußte deshalb um den 10. April stattgefunden haben. Bis im Oktober zeitigte das Tier demnach 6 Würfe, 5 davon in Gefangenschaft, wobei zudem noch ein Postpartumoestrus mangels Männchen nach dem I. Wurf ungenutzt bleiben mußte. Das trächtige Tier von Baignes-Sainte-Radegonde (NIORT 1950) wurde am 18. August 1949 gefangen. Die Fortpflanzungsperiode dauert folglich den ganzen Sommer über, mindestens von April bis Oktober. In dieser Zeit sind deshalb im südeuropäischen Verbreitungsgebiet ohne weiteres 5 bis 6 Würfe zu erwarten. Die Frage, ob Winterwürfe möglich sind, kann mit gekäfigten Tieren in Mitteleuropa natürlich nicht gelöst werden. Die relativ niedrige Temperatur während der ersten Tragzeit (April) und der letzten Laktationsperiode (Oktober) lassen vermuten, daß die Etruskerspitzmäuse im klimatisch milderen Teil ihres Verbreitungsgebietes (Nordafrika usw.) auch im Winter zur Fortpflanzung schreiten können.

## Die Jugendentwicklung

Zur Untersuchung des Geburtszustandes wurden die fixierten Jungen des I. Wurfes verwendet. Die Darstellung der Jugendentwicklung beruht auf genauen Beobachtungen am II. Wurf. Der III. und IV. Wurf dienten zur Überprüfung der Resultate, Abweichungen sind in Klammern beigefügt. Wo spezielle Hinweise zu den aufgeführten Merkmalen fehlen, sind diese am Tage der Beschreibung erstmals aufgetreten. Fixierte Stadien vom 3., 6., 9., 12. und 15. Postembryontag (= PT) ermöglichten Einblicke in die Ossifikationsvorgänge. Die Untersuchungen wurden mit Hilfe einer Binokularlupe durchgeführt.

28 OT (Ontogenesetage) = 1 PT (Abb. 4 und 5)

*Maße:* Die Gewichte der beiden frisch nach der Geburt gewogenen Tiere des I. Wurfes betragen 0,21 und 0,17 g, ein Junges des II. Wurfes war 0,24 g schwer. Die Gewichtskurve des II. Wurfes deutet an, daß hier das Geburtsgewicht noch höher, vielleicht etwa bei 0,3 g lag. Die unterschiedlichen Gewichte dürften einerseits direkt von der Wurfgröße, andererseits von der Füllung des Magen-Darmtraktes abhängig sein (I. Wurf ohne Milch).



Abb. 4. Neonate Etruskerspitzmaus neben eintägiger Hausmaus (*Mus musculus*) (Natürl. Größe)

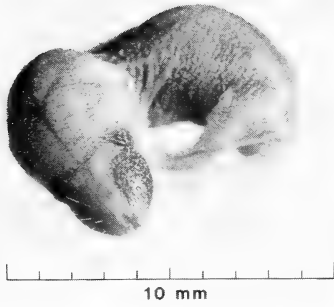


Abb. 5. Neonate Etruskerspitzmaus

Die drei verhungerten Tiere wogen am 2. Tag, kurz vor oder nach dem Tod, 0,15 g, 0,14 g, 0,14 g, sie hatten sicher seit der Geburt etwas an Gewicht verloren. Die Körpermaße stimmten bei allen Tieren überein, der Hinterfuß maß 3 mm, der Schwanz 4 bis 4,5 mm und die Kopf-Rumpflänge 15 mm. *Integument*: Die Haut der Neonaten ist noch gänzlich unpigmentiert und durchscheinend von einer lachsrosigen Farbe. Die Schnurrhaare sind bis ans Rhinarium durchgebrochen, ebenso sind die Pili labiales inferiores und die beiden Haare der Colliculi piliferi buccales sichtbar. Im Gegensatz zu den neonaten Hausspitzmäusen fehlen den neugeborenen Etruskerspitzmäusen noch sämtliche Wimperhaare auf Schwanz und Rücken sowie das Tasthaar der Hand. *Transitorische Verschlüsse*: Die Lider sind verwachsen, ebenso ist der Gehörgang auf spitzmaustypische Weise verklebt. Die Lippen sind auf zwei Drittel ihrer Länge verwachsen. Die Zehenverwachsung

reicht bis zum Endglied. *Genitalien*: Die Glans ist bereits in der Bauchhaut versenkt und kann nicht gesehen werden. *Extremitäten*: Die Beine werden seitlich vom Körper mit angewinkelten Gelenken gehalten und vermögen das Tier in der Bauchlage zu stabilisieren. *Verhalten*: Bei Verlassenheit rufen die neonaten Etruskerspitzmäuse bis zur Ermüdung, doch ist ihre Lautstärke sehr gering, und die Rufe sind nur aus nächster Nähe hörbar. Im Nest krabbeln die Jungen etwas umher, wobei die Fortbewegung durch Winden des Körpers wirkungsvoller ist als durch das Rudern der noch schwachen Extremitäten. Der Kopf kann bereits über die Horizontale erhoben werden.

- 29./ 2. Die Haut ist noch unpigmentiert, jedoch nicht mehr so durchsichtig. Zwischen den Schnurrhaaren sind erste noch unpigmentierte Körperhaare sichtbar.
- 30./ 3. Die Hautfarbe ist grau-rosa geworden. Die Wimperhaare des Schwanzes sind durchgebrochen. Zwischen den weißen Schnurrhaaren sind die Basen der Körperhaare pigmentiert. Die Kinnspitze weist neben den Sinushaaren feine Körperhaare auf, die im Dienste des Tastsinns stehen. Die Jungen sind kaum aktiv.
- 31./ 4. Die Hautfarbe ist rosa-grau. Der Rücken weist die ersten Wimperhaare auf. Die Lippenränder sind nur noch zur Hälfte verwachsen. Das Junge läuft schon gut, der Bauch wird jedoch nicht von der Unterlage abgehoben. Erstes „Spaltenbohren“ kann beobachtet werden.
- 32./ 5. Die Extremitäten sind in der Region von Hand- und Fußgelenk behaart. Der Schwanz weist pigmentierte Wimperhaare auf, auf dem Bauch sind Wimperhaare erst zerstreut zu finden. Die Lippenverwachsung ist getrennt.
- 33./ 6. Die Hautfarbe ist grau. Der Schwanz weist die ersten normalen Körperhaare auf. Die Auflösung der Zehenverwachsung hat deutlich begonnen, der 1. und der 5. Strahl sind bereits vollständig abgetrennt. Das Gehen mit vom Boden abgehobenem Bauch ist möglich.
- 34./ 7. Auf dem Scheitel sprießen Körperhaare (III.: 9 PT). Die Zehen sind ganz getrennt (III.: 9. PT). Das Tier wehrt sich stark und zeigt extremes „Spaltenbohren“. Es schnüffelt deutlich.
- 35./ 8. Der Rücken ist erstmals mit feinem Samt bedeckt. Das Tier kratzt sich mit der Vorderpfote.
- 36./ 9. Die Tiere lassen sich nach Geschlechtern unterscheiden, da beim Weibchen die Zitzen sichtbar geworden sind. Die Hautfalten der Ohrmuschel lösen sich, jedoch ohne den Meatus freizugeben. Die Ohrmuschel ist behaart, die Brust samtartig bepelzt. Am Schwanz ist die Hautschuppenstruktur deutlich.
- 37./10. Der Gehörgang ist geöffnet (III.: 11. PT), die Ohrfalten sind jedoch noch nicht ganz abgelöst. Der Bauch und somit nun das ganze Tier ist samtartig bepelzt. Erstmals können die Jungen bei der Karawanenbildung beobachtet werden; von diesem Alter an ist sie die tägliche Fluchtreaktion bei Störungen.
- 38./11. Das Junge gebärdet sich so wild, daß nur noch der Schwanz gemessen werden kann.
- 39./12. Die Augen sind immer noch verschlossen.
- 40./13. Die Incisiven sind unter dem Zahnfleisch deutlich ausgeformt.
- 41./14. Das linke Auge ist offen, beim rechten Lid glänzt ein Tröpfchen Tränenflüssigkeit (III. und IV.: 16. PT).
- 42./15. Die unteren und oberen Fangzähne sind mit der Spitze durch die Gingiva hindurchgedrungen (III. und IV.: 15 PT).
- 43./16. Zum letzten Mal kann die Karawanenbildung ausgelöst werden. (IV.: 17 PT).



44./17. Von vorn sichtbar sind folgende Zähne:

I 1 I 2 P 4  
I 2 P 4 M 1

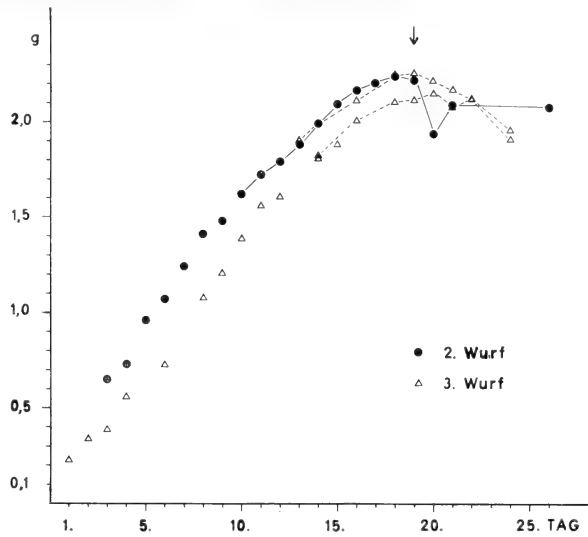
45./18. Im Oberkiefer fehlen noch der C und P<sup>3</sup>.

46./19. Alle Zähne sind durchgebrochen (III.: 20. PT). Die Gewichtskonstanz deutet an, daß die Mutter das Junge nicht mehr so häufig saugen läßt.

47./20. Die Gewichtsabnahme (III. 21 PT), die aus Darst. 1 ersichtlich ist, zeigt, daß die Laktationsphase beendet ist und daß das Junge sich nun selbständig ernähren muß.

48./21. Die erneute Gewichtszunahme beim Jungen des II. Wurfs beweist, daß der selbständige Nahrungserwerb nun vollständig funktioniert.

Die Meßwerte sind in Tab. 4 aufgeführt. Vom 15. Tag an waren die Längenmessungen am lebenden Tier nicht mehr genau durchzuführen, es ist deshalb nur noch der Durchschnitt von fünf Tieren am 20. Tag aufgeführt.



Darstellung 1. Die Gewichtszunahme von der Geburt bis zur Selbständigkeit. Es wurde pro Tag oft nur ein Junges gewogen. Daten, die sicher vom gleichen Individuum stammen, sind durch eine Linie verbunden. Der Pfeil markiert das Ende der Laktationsphase

Tabelle 4

Meßwerte der Jugendentwicklung vom II. und III. Wurf

Die Zahlen in Klammern betreffen den I. Wurf, alle Maße in mm und g

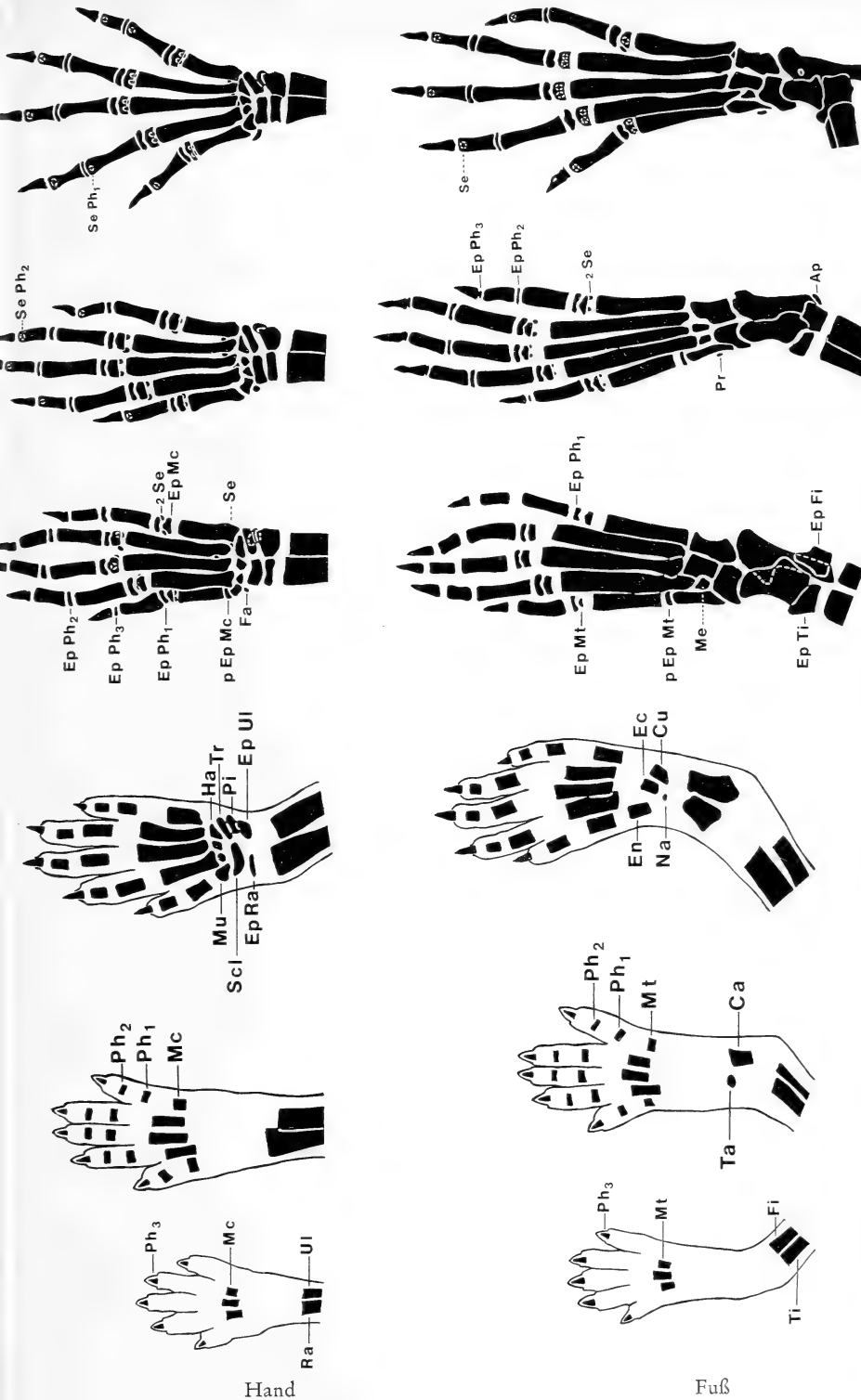
Tag	Hinterfuß		Schwanz		Kopf-Rumpflänge		Gewicht	
	II.	III.	II.	III.	II.	III.	II.	III.
1.	(3)		(4—4 <sup>1/2</sup> )		(15)		(0,21)	0,23
2.	—	3 <sup>1/2</sup>	—	5	—	19	—	0,34
3.	4	4	7	6	22	22	0,65	0,39
4.	4 <sup>1/2</sup>	4	7	7	27	22	0,73	0,56
5.	—	—	—	—	—	—	—	—
6.	5	4 <sup>1/2</sup>	9	8	30	25	1,07	0,73
7.	6	—	10	—	33	—	1,24	—
8.	6	5 <sup>1/2</sup>	12	9	35	30	1,41	1,08
9.	6 <sup>1/2</sup>	—	13	—	35	—	1,48	1,21
10.	6 <sup>1/2</sup>	6	15	12	38	35	1,62	1,39
11.	—	6 <sup>1/2</sup>	—	14 <sup>1/2</sup>	—	38	1,72	1,56
12.	7	7	19	15 <sup>1/2</sup>	—	40	1,79	1,61
13.	7	7	20	17	40	40	1,88	1,89
14.	7 <sup>1/2</sup>	7	21	18	42	40	1,99	1,81
15.	—	7 <sup>1/2</sup>	22	19	—	42	2,09	1,88
16.	—	—	—	—	—	—	2,16	2,01
17.	—	—	—	—	—	—	2,20	—
18.	—	—	—	—	—	—	2,23	2,10
19.	—	—	—	—	—	—	2,21	2,11
20.	7 <sup>1/2</sup>	—	24	—	43	—	1,93	2,14

Um die Entwicklung noch nach anderen Gesichtspunkten zu charakterisieren, wurde versucht, das Auftreten der Ossifikationszentren am lebenden Tier mit Hilfe der Röntgentechnik zu bestimmen. Die nötige Belichtungszeit erwies sich jedoch als zu lang, um diese winzigen Objekte scharf abzubilden. Um trotzdem einige Punkte der Entwicklung festzuhalten, wurden 6 Tiere fixiert und deren Extremitäten mit Alizarinrot gefärbt und aufgehellt. Je nach Medium (KOH, Glycerin, Benzylbenzoat) schrumpften oder quollen die Präparate. Die mit Binokularlupe und Zeichenspiegel angefertigten Zeichnungen der Abb. 6 wurden deshalb nachträglich wieder auf die ursprünglichen Größenverhältnisse gebracht. An Tab. 5 sind die charakteristischen Neubildungen und Veränderungen der Hand- und Fußossifikation zusammengestellt.

Tabelle 5

**Neu aufgetretene Knochenkerne und Verwachsungen der Epiphysenfugen  
des Hand- und Fußskelettes**

Stadium	Hand	Fuß
1. PT	Radius-Diaphyse Ulna-Diaphyse Metacarpalia II, III, IV Endphalangen I—IV	Tibia-Diaphyse Fibula-Diaphyse Metatarsalia II, III, IV Endphalangen I—V
3. PT	Metacarpalia I, V Grundphalangen I—V Mittelphalangen II—V	Talus Calcaneus Grundphalangen I—V Mittelphalangen II—V
6. PT	Radius dist. Ep. (Epiphyse) Ulna dist. Ep. alle Carpalia	Entocuneiforme Ectocuneiforme Cuboid Naviculare
9. PT	Metacarpale I prox. Ep. Metacarpalia I—V Ep. Grundphalangen I—V Ep. Mittelphalangen II—V Ep. Endphalanx I Ep. Endph. II—V Ep. verwachsen Os calciforme je 2 Sesambeine der Metacarpophalangealgelenke 2 Sesambeine der Palma manu	Tibia dist. Ep. Fibula dist. Ep. Mesocuneiforme Metatarsale I prox. Ep. Metatarsalia I—V dist. Ep. Grundphalangen I—V Ep.
12. PT	drittes Sesambein der Palma Metacarpale I prox. Ep. verwachsen Endphalanx I Ep. verwachsen Sesambein des letzten Interphalangealgelenkes I—V	Praehallux Mittelphalangen II—V Ep. Endphalanx I Ep. Endphalangen II—V Ep. Verwachsen je 2 Sesambeine der Metatarso-phalangealgelenke
15. PT	Sesambein des ersten Interphalangealgelenkes II—V	Tibia-Ep. und Fibula Ep. gegenseitig verwachsen Metatarsale I prox. Ep. verwachsen Sesambein des letzten Interphalangealgelenkes I—V



Hand

Fuß

Abb. 6. Ossifikationszentren von Hand und Fuß der rechten Körperseite. Es sind nur die jeweils neu aufgetretenen Knochenzentren beschriftet.  
 Ap = Apophyse des Calcaneus, Ca = Calcaneus, Cu = Cuboid, Fa = Os falciforme, Fi = Fibula, Ec = Ectocuneiforme, En = Entocuneiforme, Ep = Epiphysc, Ha = Hamatum, Mc = Metacarpale, Me = Mesocuneiforme, Mt = Metatarsale, Mu = Multangulum majus und minus, Na = Navicular, p = proximal, Ph = Phalanx, Pi = Pisiforme, Pr = Prachallux, Ra = Radius, Scl = Scapholunatum, Se = Os sesamoideum, Ta = Talus, Ti = Tibia, Tr = Triquetrum, Ul = Ulna

## Diskussion zur Jugendentwicklung

Vergleicht man den Geburtszustand von *Suncus etruscus* mit demjenigen von *Crocidura russula* und *Sorex araneus*, dann ergeben sich folgende Schlüsse: Die neonate Etruskerspitzmaus ist durchaus vergleichbar mit der evoluierten Hausspitzmaus, unterscheidet sich jedoch stark von der neugeborenen Waldspitzmaus, die mit anderen Rotzahnspitzmäusen unter den Eutherien den primitivsten bekannten Geburtszustand aufweisen (VOGEL, in Vorbereitung) und bereits stark an neonate Beutler erinnern. Trotzdem erfolgt die Geburt der Etruskerspitzmaus gegenüber der Hausspitzmaus zu einem etwas früheren Zeitpunkt: Auf Grund des Haardurchbruchs können die Neonaten mit dem Embryonalstadium der Hausspitzmaus am 28. Tag verglichen werden (Geburt von *Crocidura russula* am 31. Entwicklungstag).

Die Jugendentwicklung verläuft ähnlich wie bei der Hausspitzmaus. Die wichtigsten Entwicklungsdaten wie das Öffnen des Ohr- und Lidverschlusses und der Zahndurchbruch erfolgen mit nur geringen Abweichungen im gleichen ontogenetischen Alter wie bei *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*. Sie beweisen, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit trotz der minimalen Körpergröße mit derjenigen anderer Arten durchaus übereinstimmt.

Die Ossifikationsvorgänge zeigen gegenüber anderen Spitzmausarten eine leichte Heterochronie, d. h. verglichen mit *Crocidura* ist eine Vorverschiebung, gegenüber *Sorex* und *Neomys* eine Verzögerung festzustellen. Diese Fakten und ihre Bedeutung sollen jedoch im Rahmen der eingangs erwähnten Arbeit diskutiert werden. Auf ein besonders beachtenswertes Detail muß hier aber noch hingewiesen werden: Die Extremitätenverknöcherung bei der Geburt von *Suncus etruscus* hat noch nicht jenen Grad erreicht, der bei neugeborenen nesthockenden Muriden typisch ist.

Weitere Fänge und neue Aufzuchten werden nötig sein, um das Wissen um diesen ungemein interessanten kleinsten Säuger vor allem auch in ethologischer und physiologischer Richtung zu erweitern und zu vertiefen.

### Zusammenfassung

Fünf lebend gefangene Etruskerspitzmäuse ermöglichten einige Beobachtungen zur Biologie dieser Tiere: 1. Stark zerfallene Ruinen bieten optimale Lebensbedingungen. 2. Als Nahrung verweigerten die gefangenen Tiere jegliches Wirbeltierfleisch. Sie mußten ausschließlich mit Arthropoden gefüttert werden. 3. Die Etruskerspitzmäuse blieben auch in Gefangenschaft sehr scheu. 4. Ein Weibchen brachte in Gefangenschaft 5 Würfe zur Welt. Die Wurfgröße betrug 2 bis 5 Junge. Die Tragzeit beträgt  $27\frac{1}{2}$  Tage, bei gleichzeitiger Laktation eines größeren Wurfes wurde sie um 4 bis 5 Tage verlängert. 5. Die Neonaten wiegen ca. 0,2 g. Am 14. bis 16. Tag öffnen sich die Augen, nach 20 Tagen Jugendentwicklung ist die Laktationsphase beendet und die Jungen sind selbständig. 6. Die Ossifikation des Hand- und Fußskeletts wird an 6 verschiedenen Stadien gezeigt.

### Résumé

5 musaraignes étrusques capturées vivantes ont permis quelques observations sur la biologie de ces animaux: Des ruines très décadentes offrent des conditions vitales optimales. Les animaux capturés refusaient toute viande de vertébrés pour nourriture. Ils se nourrissaient exclusivement d'arthropodes. En captivité les musaraignes étrusques restaient très timides. Une femelle en captivité avait mis au monde 5 portées de 2 à 5 petits. La gestation dure  $27\frac{1}{2}$  jours; si en même temps il y a lactation d'une portée aînée, la gestation peut être prolongée de 4 ou 5 jours. Les nouveaux-nés pesaient environ 0,2 g. Les yeux s'ouvraient entre le 14<sup>e</sup> et le 16<sup>e</sup> jour, après 20 jours de lactation les petits étaient indépendants. L'ossification du squelette de la main et du pied est expliquée par 6 stades différents.

### Summary

#### *Biological observations on Suncus etruscus*

5 caught specimens of *Suncus etruscus* rendered some observations of their biology: Very decayed ruins give the optimal living conditions. The captured animals could not be feeded

by vertebrates' meat, they only accepted arthropodes. The Savi's Pygmy Shrews remained very shy also in captivity. A female reared 5 litters under laboratory conditions. Litter-sizes of 2—5 young were observed. The gestation-period lasts about 27<sup>1</sup>/<sub>2</sub> days, during simultaneous lactation of a bigger litter, it was prolonged for 4 or 5 days. The new-borns had a weight of 0,2 g. The eyes were opened the 14<sup>th</sup>—16<sup>th</sup> day, weaning occurred 20 days after birth; at the same time, the young animals became selfsupporting. The ossification of the hand and the foot skeleton is shown in 6 different stages of development.

### Literatur

- BAUER, K., und FESTETICS, A., (1958): Zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna der Provence. Bonn. Zool. Beitr. 9, 103—119.
- CROWCROFT, P. (1951): Keeping British Shrews in Captivity. J. Mammalogy 32, 354—355.
- DECHAMBRE, E. (1939): A propos la Pachyure etrusque. Mammalia 1, 17—18.
- DEHNEL, A. (1949): Studies on the genus *Sorex* L. Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska (Lublin), Sect. C, 4, 17—97.
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.).
- GHIDINI, A. (1911): La *Pachyura etrusca* Savi, nel Bacino del Ceresio. Bolletino della Società Ticinese di Scienze Naturali, 7, 53—54.
- HAINARD, R. (1948): Les Mammifères sauvages d'Europe. Neuchâtel, Delachaux & Niestlé.
- KAHMANN, H. und ALTNER, H. (1956): Die Wimperspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1832) auf der Insel Korsika und ihre circummediterrane Verbreitung. Sgtdkl. Mitt. 4, 72—81.
- KOCH, B., et VASSEROT, J. (1957): Observations concernant un *Suncus etruscus* capturé aux environs de Banyuls. Vie et Milieu 8, 486—490.
- NIORT, P.-L. (1950): Une femelle en gestation de *Suncus etruscus*. Mammalia 14, 99—102.
- VAN DEN BRINK, F. H. (1956): Die Säugetiere Europas. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- VOGEL, P., (1969): Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870). Revue Suisse de Zoologie, 76, 1079—1086.

Anschrift des Verfassers: PETER VOGEL, Zoologische Anstalt der Universität Basel, CH-4051 Basel, Rheinsprung 9

## Zur Nahrungsökologie „wildernder“ Hauskatzen (*Felis sylvestris* f. *catus* Linné, 1758)

Von G. HEIDEMANN und G. VAUK

Aus dem Inst. f. Haustierkunde der Universität Kiel und der Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland“, Helgoland

Eingang des Ms. 6. 3. 1970

Zur Kenntnis über die Nahrungszusammensetzung der sogen. „wildernden“ Hauskatze, die sich vorübergehend oder dauernd vom Haus entfernt in der freien Wildbahn aufhält, gibt die derzeit vorhandene Literatur wenig Auskunft.

BREHM (1924) unterstreicht die Bedeutung der Hauskatze für die Vernichtung von Mäusen, erwähnt auch, daß sie gelegentlich Eidechsen, Schlangen, Frösche, Maikäfer, Heuschrecken und andere Insekten aufnehme. Er weist weiter darauf hin, daß auch Jungvögel, ausgewachsene Hasen, Rebhühner und Haushühnküken sowie Fische zu ihrer Beute gehören können. Ratten werden nach BREHM nur gelegentlich aufgenommen. Spitzmäuse werden nur getötet, aber nicht gefressen. LINCKE (1943) nennt Jungfasanen, Rebhühnküken, Junghasen, Kaninchen, Mäuse, Singvogelnester und Rehkitze als Beute der wildernden Katze. KRIEG (1968) berichtet, daß Katzen Mäuse, Ratten, Eichhörnchen, Junghasen und Vögel töten. ELTON (1953) weist nach,

daß die Anwesenheit von Katzen auf Farmen die Entwicklung einer Rattenpopulation verhindern bzw. einschränken kann. Gelegentliche Veröffentlichungen in der jagdlichen Presse sind zumeist ungenau oder subjektiv dargestellt und können aus diesem Grunde keine eingehende Berücksichtigung finden. Umfassende Untersuchungen über das gesamte Nahrungsspektrum der wildernden Katze fehlen bisher. KLEMM (1956) erwähnt, daß Mägen erlegter wildernder Katzen außer wenigen Sperlingsfedern pralle Füllungen durch Mäusereste und Maushaare aufwiesen, gibt jedoch keine genaueren Angaben.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist, anhand von Mageninhaltsanalysen und Beobachtungen einen Beitrag zur Kenntnis der Nahrungsökologie der wildernden Hauskatze zu leisten.

## Material und Methode

Aufrufen von VAUK in den verschiedenen Jagdzeitschriften mit der Bitte um Zusendung von Material in Form von Mägen und um Mitteilung von Beobachtungen zum Nahrungserwerb wildernder Katzen blieb der gewünschte Erfolg versagt. Nur sehr wenige Jäger sandten Mägen ein oder berichteten zuverlässige Beobachtungen. Ihnen sei an dieser Stelle sehr herzlich gedankt.

Dieses geringe vorhandene Material wurde ergänzt durch Mägen, die von den Verf. selbst in einigen Revieren, vorwiegend im norddeutschen Raum, gesammelt wurden. Insgesamt konnten 60 Mägen und 15 weitere Beobachtungen für die vorliegende Untersuchung verwertet werden. Aufgrund dieses nicht sehr umfangreichen Materials und der Tatsache, daß es in nur wenigen Biotopen gesammelt wurde, sind allgemein gültige Aussagen nur mit Vorbehalt gestattet. Untersuchungen im größeren Rahmen, denen Material aus möglichst vielen und verschiedenartigen Revieren zugrunde liegt, sind wünschenswert und von den Verf. geplant. Hierbei sollen möglichst verschiedene Biotope und räumlich weit auseinanderliegende Gebiete besonders berücksichtigt werden. Das Sammeln des Materials geschah durch Abschluß, Fang, Aufsammeln von totgefahrenen Katzen auf Straßen und durch eigene Beobachtungen in den Jahren 1965 bis 1970. Ein Teil der Katzen wurde gewogen und vermessen. Diese Werte werden in Tab. 6 wiedergegeben. Die Mägen wurden tiefgefroren bzw. formolfixiert aufbewahrt und anschließend ihr Inhalt makroskopisch analysiert. Von einigen Individuen wurde außer dem Magen das Rectum entnommen und die darin enthaltenen Kotballen auf Knochenreste und weitere bestimmbare Anteile untersucht. 7 Katzen wurden auf der Insel Helgoland gesammelt. Die Mageninhalte dieser Individuen werden hier gesondert behandelt, da Helgoland als Biotop eine Sonderstellung einnimmt.

## Ergebnis der Untersuchungen

In Tab. 1 sind die Ergebnisse der Mageninhaltsanalysen zusammengefaßt. Auffällig ist zunächst der hohe Anteil von Mageninhalten mit ausschließlich Feldbeute (49%). Etwas geringer zeigt sich der Prozentsatz der Individuen, die zusätzlich zur Hauskost Feldbeute aufgenommen hatten (30%). Nur 9,4% wiesen ausschließlich Hauskost auf. Sechs Mägen waren leer. Es zeigt sich also, daß auch solche Katzen „wildern“, die mit Hauskost gefüttert wurden.

Die Analyse der Hauskost ergab vorwiegend vegetabilische Bestandteile neben Fleisch, Knochen und unverdaulichen Resten wie Wursthaut und Bindfaden in geringer Menge. Die Bestimmung der Feldbeute (Tab. 2) erbrachte ein unerwartetes Ergebnis.

Tabelle 1

Inhalte von 53 Mägen

Nur Feldbeute	26	49,1%
Feldbeute und Hauskost	16	30,2%
Nur Hauskost	5	9,4%
Ohne Inhalt	6	11,3%

Unter 80 determinierten Rodentien befanden sich weder *Mus musculus* noch *Rattus*. Muridae sind mit nur 6,2% gegenüber 93,8% Microtinae an der Gesamt-Nagerbeute beteiligt. Gestützt wird dieser Befund durch die Tat-



Tabelle 3

61 Katzen wurden gesammelt in folgenden Biotopen		
Freies Feld	37	58,8 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Feld/Wald	8	12,6 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Wald	10	15,9 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Straße	6	9,5 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Garten	3	3,2 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>

Tabelle 4

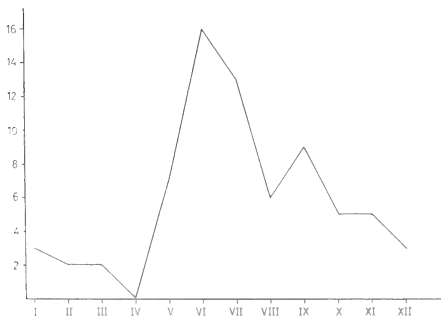
7 Mägen Insel Helgoland, davon 1 ohne Inhalt		
Maus undef.	Singvögel	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
1	4	1

ren mit ungewöhnlich hohen Beständen an Hasen, Wildkaninchen und Fasanen erlegt. Dennoch konnten bei diesen Individuen nur je 1mal Aas von Stockente (*Anas platyrhynchos*) und Fasan (*Phasianus colchicus*) nachgewiesen werden. Auch hohe Niederwilddichte hat anscheinend kaum Einfluß auf die Zusammensetzung der Beute wilder Katzen.

Die hier vorliegenden Ergebnisse einer vorläufigen Mageninhaltsanalyse streuender Katzen können somit nicht die allgemein verbreitete Ansicht erhärten, die Katze sei ein bedeutender Feind für die Kleinvogelwelt und das Niederwild. Vielmehr ergab der hohe Anteil von Feldmäusen in der Beute einen Hinweis darauf, daß Katzen bei der Regulation dieser Ackerschädlinge zusammen mit deren anderen Feinden einen Faktor darstellen können.

Unsere Untersuchungen bestätigen die Feststellung von LEYHAUSEN (1956), daß die Katze „auf das Erbeuten von kleinen, in Erdbauten lebenden Nagern“ spezialisiert ist. Es ist jedoch nach den Untersuchungen von KUO (1938) denkbar, daß einzelne Katzen und ganze Katzenpopulationen sich auf Beutetierarten spezialisieren können, die nicht unbedingt Nagere sein müssen. KUO wies nach, daß das Beutefangverhalten von Katzen in ihrer frühen Jugend durch das Muttertier bzw. Artgenossen vornehmlich auf einige wenige bestimmte Arten von Beutetieren geprägt wird. Auf diese Weise für den Fang von Vögeln und größeren Säugern geprägte Spezialisten unter den Katzen dürften nach dem vorliegenden Material die Ausnahme sein.

Tabelle 5



An 67 Individuen wurde das Geschlecht festgestellt, das sich auf 39 ♂♂ und 28 ♀♀ verteilte. Eine Beantwortung der Frage, ob beide Geschlechter oder eines bevorzugt zum Streuen neigt, müssen weitere Untersuchungen an einem größeren Material zeigen. Auch die Färbung der gesammelten Katzen wurden vermerkt. Dabei ergab sich, daß nahezu 50 Prozent vorwiegend Grau-Anteile zeigten, etwa 25 Prozent schwarz-weiß, 9 Prozent rein schwarz gefärbt waren. Der Rest verteilte sich auf Mischfarben. Auch dies Problem eines möglichen Zu-

Zeit also mit einem hohen Angebot an Jungtieren aller Art. Dieses Angebot scheint jedoch nicht ein Abweichen von der gewohnten Nahrung zu begünstigen. Ebenso weisen die Mägen, die in den Wintermonaten gesammelt wurden, in denen erfahrungsgemäß ein Zusammenbruch der Nagerpopulationen erfolgt, keine nennenswerte Änderung des Nahrungsspektrums auf. Einige der untersuchten Katzen wurden in Niederwildrevieren



Tabelle 6  
Maße und Gewichte

Dat.	Sex.	Ges. l.	KR	Schw.	Hf	Ohr	Gew.
16. 6. 68	O <sub>3</sub>	765	470	295	110	65	5000
16. 7. 69		841	587	254	125	46	3300
3. 8. 69		765	500	265	114	66	3750
9. 8. 69		835	545	290	128	54	3500
11. 8. 69		750	505	245	111	56	2900
21. 8. 69		852	560	292	124	57	3900
2. 9. 69		823	545	278	125	62	3900
9. 9. 69		786	494	292	125	53	2495
12. 9. 69		862	572	290	130	51	4820
12. 9. 69		791	531	260	115	—	2970
24. 9. 69		842	506	336	130	55	3620
4. 10. 69		750	489	261	116	60	3300
4. 10. 69		740	482	258	122	55	3840
10. 10. 69		790	508	282	119	58	2840
17. 10. 69		780	542	238	112	57	3580
13. 11. 69		889	613	276	125	55	4900
18. 11. 69		850	575	275	130	57	4610
18. 11. 69		902	582	320	125	60	4715
7. 12. 69		805	520	285	115	58	3200
9. 12. 69		840	530	310	135	63	4500
16. 12. 69		861	545	316	121	60	4515
7. 1. 70		766	504	262	110	60	—
—		815	530	285	125	60	4280
—		900	660	240	110	60	4000
—		777	482	295	119	53	4150
—		853	550	303	125	68	4500

sammenhanges zwischen Färbung und Neigung zum Wildern kann an dieser Stelle nicht weiter erörtert werden.

### Zusammenfassung

Insgesamt 67 Mägen sogenannter „wildernder“ Hauskatzen wurden auf ihren Inhalt hin untersucht. Davon zeigten 49% reine Feldbeute, 30% wiesen neben Feldbeute Hauskost auf, 9,4% enthielten ausschließlich Hauskost. Die Feldbeute bestand zum überwiegenden Teil aus Nagern in Form von Wühlmäusen (93,8%) und Langschwanzmäusen (6,2%), unter denen *Mus musculus* und *Rattus* nicht nachgewiesen werden konnten. Der Bestandteil an Niederwildbeute und Kleinvögeln erwies sich als sehr gering. An einem ökologischen Sonderfall (Insel Helgoland) wird gezeigt, daß die Hauskatze sich bei einem Fehlen ihrer spezifischen Beutetiere auf vorhandenes anderes Beutewild umzustellen vermag.

### Summary

#### *On the Feeding-Habits of „Poaching“ Domesticated Cats*

A total of 67 stomachs has been examined for their contents. 49% of them showed only food, which had been taken in the field (prey), 30% proved to contain kitchen — refuse beside prey, 9,4% were filled with kitchen — refuse exclusively. Prey consisted for its dominating part in rodents in the Form of voles (93,8%) and mice (6,2%, among which *Mus musculus* and *Rattus* couldn't be traced. The percentage of small fair game and song-birds proved to be very low. In the special ecological conditions of the island of Helgoland it is shown, that in case these specific prey — species are lacking, the cat is able to adapt to other prey as far as available.

## Literatur

- BREHM, A. E. (1924): Das Leben der Säugetiere Bd. 2 (Hrsg. NEUMANN, C.) Reclam, Leipzig.
- ELTON, C. S. (1953): The use of cats in farm rat control. Brit. Journ. of Animal Behaviour, Huntington 151—155.
- HARTWIG, E., u. VAUK, G. (1969): Zug, Rast und Nahrung der auf Helgoland durchziehenden Waldohreulen (*Asio otus*). Die Vogelwarte 25, 1, 13—19.
- KLEMM, M. (1958): Vertebrata, Wirbeltiere in SORAUER: Hdb. d. Pflanzenkrankheiten 5, 283.
- KRIEG, H. (1968): Streunende Katzen. Die Pirsch 20, 7, 268.
- KUO, Z. Y. (1931): The genesis of the cat's responses to the rat. Journ. Comp. Psychol. 11, 1—35.
- LEYHAUSEN, P. (1956): Das Verhalten der Katzen. Handb. Zool. 10, 1—34.
- LINCKE, M. (1943): Das Wildkaninchen, Neumann—Neudamm.

*Anschriften der Verfasser:* GÜNTER HEIDEMANN, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel, 23 Kiel, Olshausenstr. 40—60, und Dr. GOTTFRIED VAUK, Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland“, 2192 Helgoland, Postfach 1220

## Luftbeobachtung von Walen im westlichen Mittelmeer

VON FRIEDRICH GOETHE

*Eingang des Ms. 29. 7. 1969*

Am 20. Oktober 1968 a. m. befand ich mich bei sehr klarem Sonnenwetter während des Rückfluges von Palma de Mallorca nach Deutschland in Richtung auf Marseille rund 9500 m hoch und etwa 90 Seemeilen SSW der französischen Küste auf etwa 42° 25' N; 05° 00' E.

3 bis 5 Minuten lang bei einer Geschwindigkeit der Boeing von 900 km/h sah ich mit bloßem Auge winzige helle Objekte verschiedener Größe ganz nahe der Wasseroberfläche. Mit einem 10fachen Leitz-Trinovid erkannte ich dann dicht unter der Oberfläche längliche Tiere von deutlicher Stromlinienform, dazu kleinere von der nämlichen Gestalt. Das konnten nur Cetaceen sein! Manche verschwanden auch wieder unter der Meeresoberfläche, wobei sie einen großen, auffälligen, kreisförmigen Schaumfleck hinterließen. Sicher waren es mehr als 100 Individuen (Gesichtsfeld des Kabinenfensters gering), aber höchstens ein Zehntel große. Die kleinen hielt ich für jüngere der gleichen Art. Einige Male sah ich dichter zusammenhaltende Trupps. Ihre Bewegungsrichtung war — jedenfalls bei einigen großen Stücken — nach WNW. Gegen die französische Küste zu war dann plötzlich auch nicht ein Tier mehr zu sehen.

Ich glaubte, diese Beobachtung mitteilen zu sollen, da Feststellungen von Cetaceen im Mittelmeer aus der Luft in einer solchen Anzahl bemerkenswert sein dürften. Wegen der teils erheblichen Größe, wegen der Größe der „Schule“ und besonders wegen der kreisrunden Schaumflecke, die wegtauchende Stücke auf der Wasseroberfläche hinterließen, dachte ich zunächst an Finnwale (*Balaenoptera physalus* L., 1758), die übrigens von ROBINSON<sup>1</sup> nördlich der Balearen und im Golfe du Lion auf Segelreisen häufig angetroffen wurden. Auf eine Anfrage teilte mir jedoch M. JEAN-LOUIS CYRUS vom Musé-

<sup>1</sup> ROBINSON, J. C. (1969): Aves marinas y aves migrantes en el mar Balear. Ardeola 19: 205—209.

um d'Histoire Naturelle in Marseille unter dem 18. 4. 1969 mit, daß es sich nach seiner Ansicht eher um eine große Schule des 5 bis 9 m langen Cuvier-Schnabelwales (*Ziphius cavirostris* G. Cuvier, 1823) gehandelt haben könnte. Daß auch diese gegenüber dem Finnwal viel kleinere Art aus 9500 m Höhe gut sichtbar sein kann, wurde mir von Fachoffizieren einer Marineeinheit — denen ich hierdurch freundlichst danke — bestätigt. Ja, man kann aus besagter Höhe mit bloßem Auge noch Gegenstände von bis 1,36 m Länge erkennen. Auf jeden Fall muß in Anbetracht der großen Entfernung auf eine Artbestimmung verzichtet werden.

#### Summary

##### *Observation of Cetacea in the Western Mediterranean from an airplane*

On October 20, 1968, travelling by air between Palma de Mallorca and Marseille at an altitude of about 9,500 meters a large school of more than 100 Cetacea were observed, swimming close beneath the surface of the sea. Some of the animals surfaced and dived, thereby causing large circles of foam on the water. Although it is possible to percieve objects 1.36 m in length from a height of 9,500 m, it was not possible to indentify the species. It only can be said animals belonged to one of the larger species of Cetacea.

#### Résumé

Le 20 octobre 1968, passager d'un avion à une altitude de vol de 9500 m, j'observais à peu près 90 lieues marines sud-sud-ouest de Marseille une grande groupe de plus de cent cétacés de différentes tailles près de la surface de la mer. Plusieurs de ces exemplaires parfois disparaissaient sous les eaux, laissant de grandes taches d'écume orbiculaires. C'est pourquoi je les estimais des Rorquals communs. Quoiqu'il est bien possible d'apercevoir a l'oeil nu des objets à une grandeur d' 1,36 m d'une altitude de 9500 m, la détermination de l'espèce m'étais difficile.

M. JEAN-LOUIS CYRUS du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille eût la bonté de me dire qu'il s'agisse peut-être d'une groupe de Baleines de Cuvier.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. FRIEDRICH GOETHE, Institut für Vogelforschung, 294 Wilhelmshaven, Umfangstraße 7

## SCHRIFTENSCHAU

SIMOONS, F. J., with the assistance of SIMOONS, ELIZABETH S.: **A Ceremonial Ox of India.** The Mithan in Nature, Culture, and History. University of Wisconsin Press Ltd., December, 1968. 104s6d.

Im Osten Asiens werden interessante Hausrinder gezüchtet, die von anderen Arten der Wildrinder abstammen als das gewöhnliche Hausrind, welches den Auerochsen zum Stammvater hat. Unter diesen Rindern ist der Gayal oder Mithan von besonderem Interesse. SIMOONS untersucht nach einer kurzen naturgeschichtlichen Einführung die Bedeutung dieses Hausrindes in verschiedenen ostasiatischen Kulturen. Probleme des Eigentums, der Fürsorge und Auslese werden sorgfältig geprüft, insbesondere der Frage nachgegangen, welche Bedeutung der Mithan als Opfertier hat. Insgesamt wird sodann die Meinung vertreten, daß die ehemals von Eduard Hahn vertretene Meinung, daß Haustiere vorwiegend aus religiösen Gründen gezüchtet wurden, bestätigt werden kann. Die Frage der Einordnung der Domestikation des Gaur und seine Umzüchtung zum Gayal im Rahmen der anderen Rinderdomestikationen findet interessante Beleuchtung. Insgesamt ein Buch, welches auch bei Säugetierforschern vielfältig Anregung geben.

W. HERRE, Kiel

POPESKO, PETER: **Atlas der topographischen Anatomie der Haustiere.** VEB Gustav Fischer, Jena 1968. III. Band mit 203 meist farb. Abb. Geb. 55,60 DM.

1963 erschien der II. Band dieser bemerkenswerten topographischen Haustieranatomie; bereits 5 Jahre später wird der nächste Band vorgelegt, welcher die Extremitäten behandelt. Ausgezeichnete Tafeln sind das eigene Werk des Verfassers, der auch die fachliche Seite eigener Neubearbeitung unterzog. Sowohl fixiertes als auch frisches Material lag seinen Studien zugrunde; die Skelettographien wurden nach Stereoröntgenaufnahmen mit den — mit Kontraststoffen gefüllten — Blutgefäßen gezeichnet. Bei der Terminologie wurden Grundsätze der Nomenklaturkommission AJAV zwar beachtet, jedoch in einigen Punkten abgewandelt. Es sind dem Rind 69, dem Schaf 20, der Ziege 10, dem Schwein 26, dem Pferd 43, dem Hund 22, der Katze 8 und dem Kaninchen 8 Tafeln gewidmet. Ein höchst nützliches Werk für alle Säugetierforscher.

W. HERRE, Kiel

**Equus, Band I, Heft 2.** Arbeiten des II. Internationalen Symposiums zur Rettung des Przewalskipferdes, veranstaltet vom Tierpark Berlin vom 18. bis 20. Januar 1965. Hrg. vom Tierpark Berlin, Redaktion: Prof. Dr. HEINRICH DATHE, Berlin 1967.

Die Erhaltung aussterbender Tierarten gilt als eine allgemeine kulturelle Aufgabe; im Falle des Wildpferdes kommt der Erhaltung eine weitere Bedeutung zu, weil es sich um eine Stammart von Haustieren handelt. Als Beurteilungsgrundlage für Eigenarten von Hauspferden ist das Wildpferd höchst interessant. Heute ist das Wildpferd in freier Wildbahn wohl ausgestorben. Daß Reste dieser Tierart erhalten blieben und inzwischen auf 125 Exemplare gemehrt werden konnten, ist ein erneuter Beweis für die Bedeutung Zoologischer Gärten im Bereich des Naturschutzes. Doch der geringe Bestand wirft eine Reihe von Fragen züchterischer Art auf, die nur in Gemeinschaftsarbeit gelöst werden können. Daher trat 1959 in Prag, 1965 in Berlin ein Symposium von Fachleuten aus verschiedenen Bereichen zusammen. Von den Berliner Erörterungen legt das neue Heft der Zeitschrift Zeugnis ab. ANGIH berichtet über Maßnahmen zur Verhinderung einer Verfeinerung bei Zuchten in Zoologischen Gärten, BANNIKOV und TREUS über die Zuchten in der Sowjetunion, BENIRSCHKE und MALOUF über Chromosomstudien bei Equiden, BRENTJES über Darstellungen des Wildpferdes in Vorderasien und Kaukasien, FRECHKOP sowie J. VOLF über Schädelmerkmale und STECHER über Wirbelzahlen, H. HECK jun. sowie MAZAK und DOBRORUKA ebenso KUNTZE über praktische Zucht- und Haltingsfragen. Von besonderem Interesse sind die Auffassungen von H. HECK sen. über die Merkmale des Przewalskipferdes und die Angaben von E. MOHR über das Erscheinungsbild wohl aller in europäischen Zoologischen Gärten in den letzten 50 Jahren gehaltenen Wildpferde. J. VOLF erstattete als Verwalter des Zuchtbuches einen Bericht. Insgesamt ist auch dieser Band der Zeitschrift *Equus* nicht nur für Pferdezüchter unentbehrlich, sondern für alle Säugetierkundler und Naturschützer lehrreich.

W. HERRE, Kiel

PETZSCH, HANS: **Die Katzen.** Ein Taschenbuch über die Groß-, Mittel-, Klein- und Hauskatzen der Erde. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin 1968. 183 S., 24 farb. Taf. von MICHAEL LISSMANN. 9,— DM.

Katzen finden nicht nur bei Säugetierkndlern vielfältiges Interesse; auch weitere Bevölkerungskreise sind aus unterschiedlichen Gründen an Katzen interessiert. Daher ist es zu begrüßen, daß H. PETZSCH ein Katzenbuch vorlegt, welches für breitere Kreise geschrieben ist und doch wissenschaftlich neue Erkenntnisse zusammenfaßt. Das FRIEDRICH SCHWANGART, als dem Lehrer von PETZSCH auf diesem Gebiete, gewidmete Buch beginnt mit einem Abriß über die Stammesgeschichte der echten Katzen und ihrer Stellung im System. Auch das Bastardierungsproblem findet hier eine knappe Besprechung. Anregend, aber auch kritisch herausfordernd ist ein Kapitel über: Felidae — Systematisches aus dynamischer Blickrichtung. Es folgt eine Erörterung über die Ausbildung der Grund- und Ökotypen innerhalb des Verwandtschaftskreises vom Pleistozän bis zur Gegenwart, einiges vom Katzenkörper und seinen Funktionen sowie Verhaltenskundliches. Bei der Darstellung des Domestikationsproblems wird darauf hingewiesen, daß auch die Hauskatze mehrfach aus der gleichen Stammart zum Haustier geformt wurde; bei solcher Domestikation verschiedener Unterarten von „polyphyletischer“ Entstehung zu sprechen, erscheint in moderner Blickrichtung nicht gerechtfertigt. Nach Ausführungen über die ethnische und ökonomische Bedeutung von Haus- und Wildkatzen folgt eine Beschreibung der wilden Katzenarten mit klaren Verbreitungsskizzen. Diese Schilderungen machen den Hauptteil des Buches aus. Eine Beschreibung der Mannigfaltigkeit der Hauskatzen beschließt das Werk. Insgesamt ein empfehlenswertes, anregendes Buch. Leider kann die Farbwiedergabe auf den Tafeln nicht als sehr gelungen bezeichnet werden.

W. HERRE, Kiel

# Artbegriff und Evolution

Von Prof. Dr. ERNST MAYR  
Harvard University, Cambridge/Mass.

Aus dem Englischen übertragen von Prof. Dr. GERHARD HEBERER, Göttingen,  
unter Mitarbeit von Prof. Dr. G. H. W. STEIN, Berlin

1967. 617 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen. In Ganzleinen 78,— DM

„Neben grundlegenden Informationen über die Evolutionsbiologie, den Artbegriff, die Isolationsmechanismen, die genetische und ökologische Speziation — um nur einige Kapitel zu nennen — muß die souveräne Art der Darstellung, die Didaktik des Aufbaues und die sachliche Analyse auch der noch strittigen und nicht gelösten Probleme besonders hervorgehoben werden. Das Buch steht als Standardwerk neben denen von Darwin, Dobzhansky, Huxley und Simpson.“

*Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft*

„Es ist beeindruckend, welche Fülle von Material in diesem Buch verarbeitet wurde und zu einer Gesamtschau unserer Erkenntnisse im Bereich der Evolutionsbiologie zusammengefaßt werden konnte. Wir haben dem Autor zu danken für seine ausgezeichnete Arbeit, deren Studium für jeden Biologen unerlässlich ist und die eine der gründlichsten und umfassendsten Publikationen auf dem Gebiet der Evolutionsforschung für lange Zeit bleiben wird.“

*Theoretische und angewandte Genetik*

„Das Werk stellt eine großartige Synthese systematischen, paläontologischen und populationsgenetischen Wissens dar und wird durch lange Jahre ein Standardwerk der Evolutionslehre bleiben.“

*Wiener Tierärztliche Monatsschrift*

# Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde

Von Dr. CORNELIS NAAKTGEBOREN  
Zoologisches Laboratorium der Universität von Amsterdam  
und Prof. Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER †

1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen und 14 Tabellen. In Ganzleinen 48,— DM

Mit diesem Werk erscheint zum ersten Male ein von Zoologen verfaßtes Buch über die Biologie der Geburt. Als vergleichende Geburtskunde hebt es die artbedingten Unterschiede der physiologischen Geburtsvorgänge hervor. Mit einer Fülle funktionell-anatomischer, embryologischer, physiologischer, endokrinologischer und ethologischer Angaben erleichtert es die Interpretation des Geburtsverhaltens. Das kommt vor allem den human- und veterinärmedizinischen Instituten, Kliniken und Laboratorien zugute, an denen man im Tierversuch bessere Einblicke in die wesentlichen Vorgänge bei Schwangerschaft und Geburt zu gewinnen sucht, sowie den Zoologen, denen es manche bekannte Tatsache in einem neuen Licht erscheinen läßt. Eigene Forschungsergebnisse der Autoren werden mit Angaben aus der modernen Literatur verarbeitet und mit interessanten Befunden aus benachbarten Wissensgebieten in anregende geistige Verbindungen gebracht. Das Buch ist mit zahlreichen Abbildungen, darunter einzigartigen Aufnahmen des Geburtsvorganges, ausgestattet.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# MAMMALIA DEPICTA

Eine Schriftenreihe, hrsg. von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE und Prof. Dr. M. RÖHRS.

„Mammalia depicta“ ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander nahe verwandter Formen vorgelegt. Weiterhin wird die Serie Berichte über ökologische Fragen, über das Verhalten und die Soziologie von Säugetieren bringen, um insbesondere die Erhaltung bedrohter Tierarten und damit auch den Naturschutz zu fördern.

## Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(*Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. B. NIEVERGELT, Zürich. 1966. 85 Seiten mit 40 Abbildungen und 13 Tabellen. Kartoniert 18,— DM

„Dem Verfasser ist es durch eigene Beobachtung und Befragung staatlicher Wildhüter gelungen, ein sehr umfassendes Bild von der Entwicklung der Steinbock-Kolonien in der Schweiz zu gewinnen. Diese hier vorliegende ökologische Studie ist für ähnliche Einbürgerungsversuche von größter Bedeutung.“  
*Praxis der Naturwissenschaften*

## Der Blaubock

*Hippotragus leucophaeus* (Pallas 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. ERNA MOHR. 1967. 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

„Mit großer Sorgfalt ist hier alles zusammengetragen und kritisch für ein Lebensbild ausgewertet, was von dem vor 1800 bereits ausgerotteten südafrikanischen Blaubock übriggeblieben ist. Eine sorgfältige und vorzüglich illustrierte Dokumentation.“  
*Bonner Zoologische Beiträge*

## Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. By Dr. E. TCHERNOV, Jerusalem. 1968. 152 pp., 130 figures and diagrams, 40 tables. Stiff paper covers 46,— DM

„... ein wichtiger Beitrag zu der rasch fortschreitenden naturwissenschaftlichen Erforschung von Israel. Der gut ausgestattete und reich illustrierte Band gibt nicht nur einen Überblick über die jungpleistozäne Nagerfauna dieses Gebietes, sondern wirft auch ein Licht auf Klima, Paläökologie und Faunengeschichte in diesem Bereich des Nahen Ostens.“  
*Universum Natur und Technik*

## Das Sozialverhalten des Rehes

(*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. F. KURT, Zürich. 1968. 102 Seiten mit 30 Abbildungen und 22 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

„Diese Schrift enthält eine ausgezeichnete Beschreibung und umfassende Darstellung des Sozialverhaltens des Rehwildes, die dem Wissenschaftler Anregungen zu weiteren Forschungen und dem Praktiker wertvolle Hinweise für die jagdliche Bewirtschaftung dieser Tierart gibt.“  
*Biologisches Zentralblatt*

## Ecologie and Behaviour of the Black Rhinoceros

(*Diceros bicornis* L.). A Field Study. By Prof. Dr. R. SCHENKEL, Basel, and Dr. LOTTE SCHENKEL-HULLIGER. 1969. 101 pp., 26 figures and 7 tables. Stiff paper covers 28,— DM

„Genaue Kenntnisse des Lebensbildes einer Tierart sind notwendig, um wirkungsvolle Maßnahmen des Artenschutzes anzuwenden, insbesondere wenn es sich, wie hier beim Schwarzen Nashorn, um eine gegenüber menschlichem Einwirken relativ schutzlose Tierart handelt.“  
*Natur und Landschaft*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 22209 F

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K.  
HERTER, Berlin — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Florenz  
— T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM,  
Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien  
— W. VERHEYEN, Antwerpen

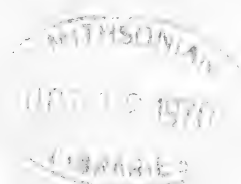
Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 4

September 1970



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



## Inhalt

MAIER, W.: Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithecoidea. — New results in systematics and phylogeny of the Cercopithecoidea . . . . .	193
KRUSKA, D.: Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1948, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. — On the evolution of the Artiodactyl brain with special reference to the Suina Gray, 1868 . . . . .	214
WEIDEMANN, W.: Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen $N_1$ und $N_2$ . — Brainweight and Bodyweight correlation in wolves and poodles and in their crossbreeding generation $N_1$ and $N_2$ . . . . .	238
EVERY, R. G., und KÜHNE, W. G.: Funktion und Form der Säugerzähne I. Thegosis, Usur und Druckusur. — Function and Form of Mammalian Teeth I . . . . .	247
LONG, C. A., and SHIREK, L. R.: Variation and Correlation in the Genital Bones of Ranch Mink . . . . .	252
Schriftenschau . . . . .	256

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommen vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

**Sonderdrucke:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen** sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke an Beitrag von 0,30 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Hefes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.



# Neue Ergebnisse der Systematik und der Stammesgeschichte der Cercopithecoidea

VON WOLFGANG MAIER

Aus der Dr. Senckenbergischen Anatomie, Frankfurt a. M. — Direktor: Prof. Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 10. 3. 1970

## 1. Einleitung

Die Primates stellen innerhalb der Mammalia insofern eine einzigartige Ordnung dar, als in ihr verschiedene Evolutionsniveaus durch rezente Formen repräsentiert sind. Dementsprechend finden in der primatologischen Literatur einmal die Primitivformen, die zu den übrigen Säugetieren überleiten, besonderes Interesse, zum anderen nehmen die Menschenaffen breiten Raum ein, da ihre Kenntnis Licht auf die menschliche Entwicklungslinie wirft. Hinzu kommt, daß gerade die Prosimiae und die Hominoidea fossil besonders gut belegt sind.

Dagegen stehen die Cercopithecoidea auch in maßgeblichen neuen Beiträgen zur Stammesgeschichte der Primates auffällig im Hintergrund. Dabei kommt dieser Gruppe, zusammen mit den Neuweltaffen, vom rein zoologischen Standpunkt aus größere Bedeutung zu, da die Formenfülle beider Taxa das Bild der heute lebenden Primaten beherrscht. Noch immer sind zahlreiche Formen biologisch und morphologisch nur unzureichend bekannt (SIMPSON, 1962). Diese Mängel erschweren auch die Beurteilung des vergleichsweise spärlichen Fossilmaterials und die Erstellung einer phylogenetisch begründeten Klassifikation. So stellt VERHEYEN (1962) wohl zu Recht fest, daß „personne jusqu'ici n'a réussi à établir sur des bases satisfaisantes une systématique des Cercopithecidae“. Die Primaten-Monographie von W. C. O. HILL, in der für die Cercopithecoidea 3 Bände vorgesehen sind, und deren erster 1966 erschien, dürften hier eine Lücke schließen.

Die vorliegende Arbeit versucht, neuere Ergebnisse der Systematik, insbesondere soweit sie sich aus neuen paläontologischen Befunden ergeben, aufzuführen und zu diskutieren. Besonderes Gewicht wird dabei auf Fragen der Evolution der Papionini und der Theropithecini gelegt.

## 2. Überblick über das bisherige System

Die meisten vergleichend-morphologischen und vergleichend-physiologischen Befunde sprechen für eine relativ nahe Verwandtschaft der Cercopithecoidea mit den Hominoidea (SCHULTZ, 1969). Von verschiedener Seite wurde jedoch gerade in den letzten Jahren die „Schwestergruppen-Beziehung“ (HENNIG) dieser beiden Taxa in Zweifel gezogen. VERHEYEN (1962) stellte auf Grund seiner eingehenden craniometrischen Untersuchungen, insbesondere der Interorbitalregion, die Hypothese auf, daß die Cercopithecinae gemeinsam mit den Pongidae von einem „protocercopitheciden Stock“ entstanden; die Hominidae und die Hylobatidae sollen monophyletisch sein, während die Colobinae eine lange, unabhängige Entwicklungslinie aus der basalen Protocatarhinen-Gruppe darstellen. Danach wäre folgerichtig die Existenz der Taxa Cercopithecidae bzw. Cercopithecoidea im bisherigen Sinne hinfällig.

KÄLIN (1962) diskutierte erneut die Homologisierungs-Probleme des hinteren Innenhöckers der oberen Cercopitheciden-Molaren und ließ die Möglichkeit offen, daß es sich hierbei um einen Pseudohypoconus handeln könnte. Für diese Auffassung hatte sich vor allem auch HÜRZELER (1949; 1958) ausgesprochen. Die Konsequenz wäre die Auflösung des Taxons Catarrhina. Als mögliche Vorfahren der Cercopithecidae faßte KÄLIN dementsprechend die Formen *Gesneropithecus peyeri* und *Alsaticopithecus leemanni* aus dem Eozän Mitteleuropas ins Auge. Nach SIMONS (1963) sind diese Prosimiae jedoch in die Familien Adapidae bzw. Microsyopidae einzuordnen und stehen somit nicht in der Nähe des Ursprungs der höheren Primaten.

Neuere Fossilfunde weisen die Hominoidea als sehr heterogene Gruppe aus, die sich sehr früh in die verschiedenen Linien der Parapithecidae, Oreopithecidae, Pongidae und Hominidae aufspaltete. Wegen der Schwierigkeiten, die sich daraus für die Rekonstruktion der phyletischen Beziehungen ergeben, behilft man sich in der Regel damit, die beiden Überfamilien Cercopithecoidea und Hominoidea aus einer basalen Protocatarrhinen-Gruppe abzuleiten, wie sie etwa durch die oligozänen Primaten des ägyptischen Fayum repräsentiert wird (REMANE, 1961). Nachdem SCHLOSSER (1911), GREGORY (1922) und ABEL (1931) vor allem *Apidium phiomense* und *Moeripithecus markgrafi* an die Basis der Cercopithecoidea gestellt hatten, könnte nach SIMONS (1964) die neuentdeckte Form *Oligopithecus savagei* diese Position einnehmen.

Im Vergleich zu den Hominoidea wirkt die Gruppe der Cercopithecoidea morphologisch sehr einheitlich, da vor allem der ganze Bewegungsapparat relativ primitiv bleibt (REMANE, 1965). Spezialisierter ist jedoch das Gebiß, das durch die Bilophodontie der Molaren ausgezeichnet ist. Neben der Ausbildung von Sitzschwielen wird die Monophylie der Colobinae und der Cercopithecinae meist mit dem Merkmal der Bilophodontie begründet. Jedoch entstanden bilophodonte Molaren selbst innerhalb der Primates mehrfach in Konvergenz: „bei *Hapalemur*, *Indri*, *Propithecus*, *Archaeolemur*, *Hadropithecus*, *Cebus* und den Cercopithecidae; Vorstufen befinden sich besonders unter den Platyrrhina im Unterkiefer (*Aotes*, *Ateles*, *Saimiri*)“ (WELSCH, 1967). Diese weite Verbreitung mindert die Beweiskraft des Merkmals. Zudem scheinen gewisse Unterschiede im Kaumechanismus zu existieren, woraus bei Colobinae und Cercopithecinae verschiedene Abkaumuster resultieren. Vor allem bei *Procolobus*, *Colobus* und *Presbytis* bleiben sehr lange scharfkantige Querjoche erhalten, während bei den übrigen Formen, vor allem den Cercopithecinae, durch mahlende Bewegungen die Höcker mehr oder weniger rasch eingeebnet werden (WELSCH, 1967; S. 35, 43, 105). Trotz verschiedener Zweifel hält die Mehrzahl der Autoren an der Monophylie der Cercopithecoidea fest, wofür vor allem auch die neueren serologischen Befunde sprechen.

Die Überfamilie der Cercopithecoidea gilt als monotypisch; ihre Familie Cercopithecidae wird in zwei Unterfamilien aufgeteilt, die durch Spezialisierungsmerkmale relativ eindeutig zu charakterisieren sind:

a. die *Colobinae* sind spezialisierte Blattfresser mit komplizierten Magenaussackungen, die zuletzt von KUHN (1964) eingehend beschrieben wurden. Backentaschen fehlen oder sind reduziert. Die Zahl der Chromosomen beträgt, soweit bekannt,  $2n = 44$ , bei *Nasalis larvatus*  $2n = 48$  (CHIARELLI, 1968). Auch serologisch sind sie gegenüber den Cercopithecinae deutlich verschieden (GOODMAN, 1968). Die Schlankaffen sind vorwiegend arboricol und zeigen Tendenzen zu semibrachiatorischer Lokomotion (ASHTON und OXNARD, 1963). Im Verhalten sind charakteristische Unterschiede zwischen Colobinae und Cercopithecinae festzustellen, da bei ersteren kaum hierarchische Sozialstrukturen bestehen, die durch aggressive Dominanz aufrechterhalten werden müssen (ULLRICH, 1961; JAY, 1965; 1968). Morphologisch zeigen die Colobinae verschiedene ancestrale Merkmale; sie sind vor allem am Gesichtsschädel (VOGEL, 1966), am Gebiß (REMANE, 1960) und am Gehirn (STARCK, 1965) nachzuweisen. Auch die Anordnung

der kleinen Sitzschwielen und das weitgehende Fehlen von perinealen Sexualhautbildungen dürften als plesiomorph anzusehen sein.

b. die *Cercopithecinae* sind dagegen mehr oder weniger omnivor, besitzen deutlich ausgeprägte Backentaschen und einen unspezialisierten Magendarmtrakt. Sie sind arboreal- oder terrestrisch-quadruped und haben im allgemeinen einen gut ausgeprägten Pollex. Das Gehirn ist relativ hoch entwickelt. Im Zusammenhang mit scharf ausgeprägten Sozialstrukturen sind ein deutlicher Sexualdimorphismus sowie Sexualhautbildungen und andere Schauapparate entwickelt (WICKLER, 1967). Die Mehrzahl der Cercopithecinae besitzt einen einheitlichen Chromosomensatz von  $2n = 42$ ; davon weichen lediglich die Meerkatzen mit  $2n = 54-72$  ab, die auch serologische Besonderheiten aufweisen (GOODMAN, FARRIS und POULIK, 1967). VOGEL (1966) kommt zum Ergebnis: „Von diesen beiden Subfamilien der Cercopitheciden müssen die Cercopithecinen als der evoluiertere Formkreis angesprochen werden“ (S. 209).

Die Frage der Ranghöhe der Colobinen und der Cercopithecinen wurde in den vergangenen Jahren häufiger diskutiert. Wenn dieses Problem auch nicht allerersten Stellenwert hat, so ist es doch nicht ganz ohne Bedeutung. Vor allem SIMPSON (1961), MAYR (1963) und HENNIG (1966) haben die Kriterien supraspezifischer Klassifikation in neuerer Zeit wieder eingehend erläutert. Da es sich hier um zwei Taxa handelt, die seit sehr langer Zeit deutlich unterschiedene Adaptations-Zonen einnehmen, und da zudem ihre Monophylie nicht völlig unzweifelhaft ist, scheint mir die Erhebung in den Familienrang gerechtfertigt. Diese Auffassung vertreten neuerdings vor allem TAPPEN (1960), REMANE (1961), VERHEYEN (1962) und HILL (1966; 1968). Im folgenden wird hier der Familienrang gebraucht.

Unbefriedigend ist bisher die Klassifikation zwischen dem Gattungs- und dem Familienrang, sofern sie überhaupt versucht ist. KUHN (1967) gliedert die Cercopithecidae in die beiden Tribus Papionini und Cercopithecini. Neuerdings befürworten in erster Linie JOLLY (1967) und HILL (1968) die Errichtung weiterer Tribus. Ersterer unterteilt die Papionini in Cercocebini (*Macaca*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Papio*) und Theropithecini (*Theropithecus*, *Simopithecus*, *Dinopithecus*, *Gorgopithecus*), letzterer unterscheidet hier zwischen Cercocebini (*Cercocebus*, *Macaca*), Papionini (*Papio*, *Mandrillus*, *Parapapio*, *Procynocephalus*) und Theropithecini (*Theropithecus*, *Simopithecus*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus*, *Brachygnathopithecus*, *Libypithecus*).

Gerade die Bestimmung dieser Kategorien ist vom biologischen Standpunkt aus interessant und wichtig. Auf dem Niveau zwischen Gattung und Familie muß die Klassifikation funktionelle Anpassungen an sogenannte „adaptive zones“ (SIMPSON) zum Ausdruck bringen. Diese Einpassung in adaptive Zonen, durch die höhere Taxa geradezu definiert sind (MAYR, LINSLEY und USINGER, 1953), kann nicht nur durch genaue Beobachtung der Verbreitung und der Ökologie umrissen werden, sondern hat sich nach DAVIS (1964) etwa ab dem Genus-Rang auch regelmäßig in zahlreichen morphologischen, physiologischen und ethologischen Merkmalskomplexen ausgeprägt. Eine genaue Analyse des Anpassungstyps einer Formengruppe bildet demnach die Grundlage einer supraspezifischen Klassifikation bis etwa zum Familienrang. Merkmalsunterschiede besitzen dadurch nicht nur diagnostischen, sondern auch biologischen Charakter. Allerdings ist dabei auf strenge Anwendung der Homologiekriterien zu achten, da gerade innerhalb einer Adaptationszone Konvergenz- und Parallelentwicklungen häufig auftreten. Wichtig für eine derartige Systematik nach funktionsmorphologischen Prinzipien ist ferner die Kenntnis des stammesgeschichtlichen Alters einer Anpassungslinie. Vergleichende und funktionelle Morphologie an fossilen und rezenten Formen lassen sich dann mit paläoökologischen Daten zu einer Evolutionsmorphologie zusammenfassen, die die Phylogenie eines Taxons gleichzeitig darstellt und biologisch verständlich macht.

Die Errichtung einiger Gattungen ist etwas umstritten, namentlich derjenigen von

*Procolobus*, *Piliocolobus*, *Cynopithecus*, *Allenopithecus* und *Miopithecus*. Häufig werden sie lediglich als Subgenera gewertet. ROTH (1965) und BUETTNER-JANUSCH (1966) haben etwas ungewöhnliche Klassifikationen der Paviangruppe vorgeschlagen. ROTH gliedert *Papio* in folgende Untergattungen: *Theropithecus*, *Cynopithecus*, *Gymnopyga*, *Mandrillus* und *Papio*; BUETTNER-JANUSCH unterdrückt die Gattung *Theropithecus* und stellt sie als *Papio gelada* neben *P. cynocephalus*, *P. hamadryas* und *P. sphinx*. Nach HILL und BERNSTEIN (1969) ist *Macaca assamensis* vom Subgenus *Rhesus* in das Subgenus *Zati* zu stellen.

Die Spezies und Subspezies der Cercopithecoidea sind vergleichsweise gut bekannt, wenn auch im einzelnen noch viele strittige Punkte zu klären bleiben. KUHN (1967) und NAPIER und NAPIER (1967) haben ausführliche Unterarten-Listen der Cercopithecoidea zusammengestellt: KUHN führt 128 Colobidae und 168 Cercopithecoidea auf, NAPIER und NAPIER 132 bzw. 146. Vor allem die geographische Differenzierung von *Papio* bedarf dringend einer Untersuchung. Über die Celebes-Makaken liegt eine neue monographische Bearbeitung durch FOODEN (1969) vor. Er behält 7 allopatrische Arten bei, die durch diluviale Isolation auf verschiedenen Inselkomplexen entstanden sein sollen. Jedoch zeigt die Fundverteilung (FOODEN, fig. 2) große Lücken in den Übergangszonen, so daß eine Gradation nach wie vor nicht ausgeschlossen erscheint.

### 3. Paläogeographie des Tertiärs

Für das Verständnis der Stammesgeschichte der Catarrhina, wie auch für viele andere Säugergruppen, sind die paläogeographischen und paläoökologischen Verhältnisse des mittleren und oberen Tertiär von größter Wichtigkeit. Sie finden in diesem Zusammenhang trotzdem selten Beachtung. Viele Autoren scheinen die Komplikationen zu scheuen, die sich aus der Berücksichtigung einer zusätzlichen Variablen ergeben.

Im Alttertiär war die Verteilung von Wasser und Land noch wesentlich anders als heute, wie aus der Abbildung 1 deutlich wird, die nach Angaben verschiedener Autoren entworfen wurde. Nach v. BUBNOFF (1956) ist zunächst für die Grenze Oberkreide/Paläozän eine weltweite Meeresregression kennzeichnend, wodurch zwischen den alten Kontinentmassen ausgedehnte Landverbindungen entstanden. Basale Vertreter nahezu sämtlicher Säugerordnungen waren weltweit verbreitet. Sie wurden durch die trans-

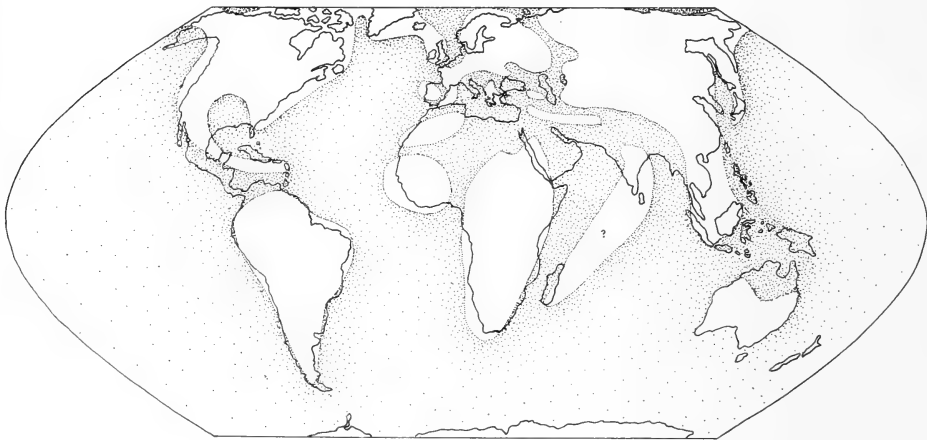


Abb. 1. Erdkarte des mittleren Eozäns (nach v. BUBNOFF, WAGNER u. a.)

gressiven Vorgänge der Folgezeit, die im Mittelozän ihren Höhepunkt erreichten, isoliert und bildeten jeweils charakteristische Faunenkomplexe, die vor allem auf den Südkontinenten sehr urtümlichen Charakter bewahrten — in Australien und Südamerika bekanntlich bis in jüngste Zeit.

Afrika stellt vermutlich das Entstehungszentrum verschiedener Insektivoren-Gruppen wie der Tenrecidae, Macroscelididae und Chrysochloridae dar, aus dem Condylarthren-Stock entwickelten sich neben einigen ausgestorbenen Linien die Hyracoidea und die Proboscidea. Da alttertiäre Ablagerungen in Afrika allgemein sehr selten sind, konnten Prosimiae bisher nicht entdeckt werden, jedoch zeigt die Existenz der made-gassischen Lemuriformes, daß sie vorhanden gewesen sein können.

Auch die bisher bekannte Verteilung fossiler Catarrhina läßt eine Entstehung dieses Taxons auf dem isolierten afrikanischen Kontinent vermuten. Die Catarrhina sind jedoch nicht von den Lemuriformes abzuleiten, sondern stammen nach SIMONS (1967) möglicherweise von tarsioiden Omomyidae ab, die im Verlauf des Eozäns von Eurasien über die Tethys hinweg nach Afrika gelangt sein dürften. Nach ROMER (1966) zeigt auch die übrige Fauna des unter-oligozänen Fayum „evidences of invasion from Eurasia“. Da die Tethys immer ein inselreiches Flachmeer war, bietet die Vorstellung eines geringen Faunentausches keine Schwierigkeiten (SIMPSON, 1965).

Für die Beziehungen der afrikanischen und der eurasiatischen Faunen war die Existenz und die Entwicklung der Tethys von entscheidender Bedeutung. Die Tethys ist eine sehr alte Geosynklinale, die sich schon im Kambrium nachweisen läßt und die bis in das mittlere Tertiär ein langgestrecktes Flachmeer aufnahm. Vor allem im Mesozoikum bildete sie ein langsam absinkendes Sedimentationsbecken, das dann von der oberen Kreide bis zum jüngsten Tertiär zum alpidischen Gebirgssystem aufgefaltet wurde. Der Verlauf der jungen Faltengebirge vom Atlas über den Himalaya bis zum südostasiatischen Archipel gibt also in etwa den Verlauf des mesozoischen und tertiären Mittelmeeres wieder. Nach v. BUBNOFF (1956) und WAGNER (1960) lag die Zeit der Hauptfaltung (pyrenäische Phase) um die Wende Eozän/Oligozän, wobei die Meeresflächen weitgehend auf die Saumtiefen reduziert wurden.

Große Bedeutung hat die Tethys für die Ausbreitung von Meeresfaunen besessen; sie wurde von EKMAN (1953) zusammenfassend erörtert. Alle Befunde weisen darauf hin, daß wenigstens bis zum Ende des Oligozäns eine durchgehende Verbindung zwischen dem westlichen Mittelmeer und den Meeren der indomalaiischen Region bestand. Nach ADAMS (1967) fand noch bis zum Ende des Burdigaliums ein Austausch mediterraner und indo-pazifischer Foraminiferen statt. Nach KOSSWIG (1967) bestanden für Süßwasserfische noch bis zum Pliozän Ausbreitungsmöglichkeiten zwischen dem „Syrisch-iranischen See“ und der Äthiopischen Region.

Diese letzteren Beiträge sind einem Sammelband entnommen, der aus einem Symposium über die biogeographische Bedeutung der Tethys entstand (ADAMS und AGER, 1967). SAVAGE (1967) hat in demselben Band die Säugerfaunen des Burdigaliums auf ihre Beziehungen zur Tethys hin überprüft und kommt zum Ergebnis, daß selbst im untersten Miozän eine Wasserstraße den Faunenaustausch zwischen Eurasien und Afrika stark beeinträchtigt haben muß. Seine Befunde sind in einer Karte dargestellt, die hier in Verbindung mit einer detaillierten Rekonstruktion der Verhältnisse durch WAGNER (1960) wiedergegeben wird (Abb. 2). Nach SAVAGE dürfte die Landverbindung in erster Linie über Arabien und Kleinasien hinweg bestanden haben, die die iberische Halbinsel zunächst noch eine stark endemische Fauna besaß.

Die Untersuchungen der Meeresfaunen ergaben weiterhin, daß noch während des Oligozäns im Mittelmeerbereich tropische bis subtropische Klimabedingungen herrschten. Mit Beginn des Miozäns setzte eine deutliche Abkühlung ein, durch welche die tropische Mittelmeerfauna zunehmend durch atlantische Elemente ersetzt wurde. Nach ARAMBOURG (1927) trifft dies vor allem auch auf die Fischfauna zu. Im Verlauf des

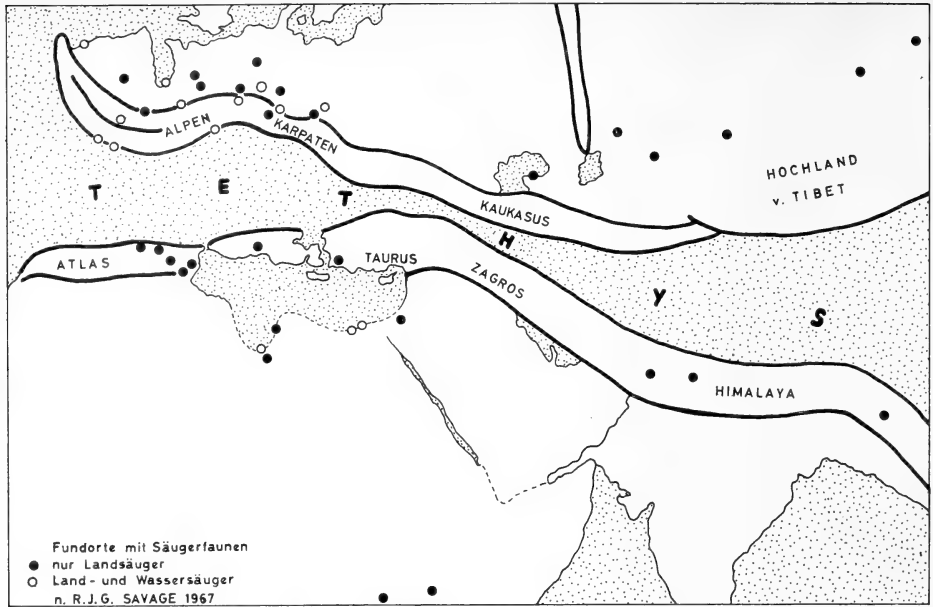


Abb. 2. Ausdehnung der Tethys im Burdigalium (U.-Miozän)

Pliozäns wird schließlich ein ausgeprägtes Trockenklima charakteristisch. Dementsprechend dürften die Landbrücken zunächst stark bewaldet gewesen sein, bis sie im Pliozän verstepten und schließlich weitgehend unpassierbare Wüstengebiete wurden.

Mit diesen paläogeographischen und paläoökologischen Vorstellungen stimmen unsere Kenntnisse vom tatsächlichen Austausch von Säugern gut überein. Zunächst wurden typische Waldformen ausgewechselt. Im unteren Miozän Ostafrikas erscheinen Suidae, Anthracotheria sowie primitive Cervidae und Bovidae, die ältere eurasiatische Vorfahren hatten (WHITWORTH, 1958). In Eurasien tauchen im mittleren Miozän die

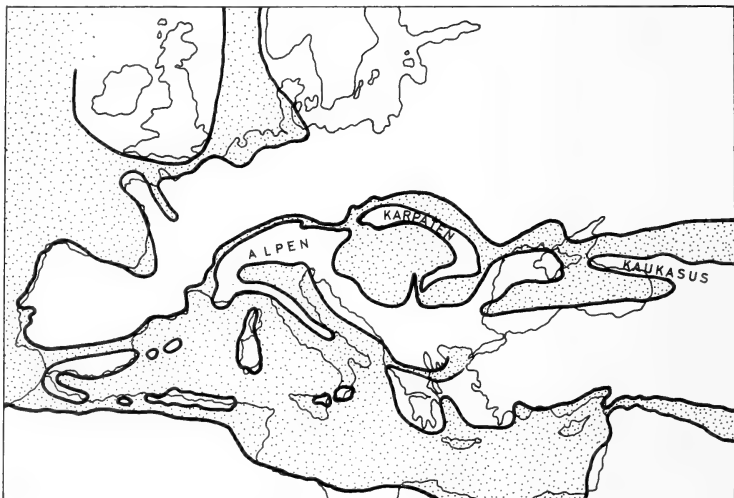


Abb. 3. Europa im Mittelmiozän (nach G. WAGNER 1960)

Hominoiden *Dryopithecus* und *Pliopithecus* auf. Beide haben in Afrika ältere und primitivere Vorläufer: *Aegyptopithecus*, *Limnopithecus* und *Proconsul* (LE GROS CLARK und LEAKEY, 1951). Nach SIMONS 1963 (1965) sind jedoch die afrikanischen und die eurasiatischen Formen als wenigstens congenerische Vertreter weitverbreiteter Hominoidentypen anzusehen. Nach v. KOENIGSWALD (1968) bilden die Proconsulinen auf Grund der Struktur ihrer oberen Molaren sogar eine eigene Unterfamilie und stellen „eine alte afrikanische Gruppe“ dar (S. 53). Auch *Oreopithecus bambolii* aus dem Pontium Südeuropas besitzt in *Mabokopithecus clarki* einen miozänen Vorläufer in Afrika (v. KOENIGSWALD 1969). Weitere wichtige Fossilformen, die im Mittelmiozän von Afrika nach Europa überwanderten, sind *Mastodon angustidens* und andere Proboscidea.

Somit bestehen zahlreiche, voneinander unabhängige Hinweise dafür, daß Afrika bis in das Burdigalium hinein geographisch von Eurasien isoliert war. Die bisher bekannten Tatsachen sprechen für eine Entstehung und Entwicklung der Catarrhina auf diesem isolierten Kontinent, da aus dem Miozän Afrikas Vertreter der meisten Catarrhinen-Familien nachgewiesen sind. Wenn diese skizzierte Vorstellung einer afrikanischen Herkunft der Catarrhina stichhaltig ist, müßten die höheren Primaten Eurasiens, die nahezu alle arboricole Anpassungstypen sind, im Verlauf des Miozäns die bewaldete Landbrücke zwischen beiden Kontinenten passiert haben. Vor allem die Pongidae, Hylobatidae, Colobidae und Macacini Eurasiens dürften seit dem unteren bis mittleren Pliozän von ihren afrikanischen Verwandten geographisch getrennt sein. Eine entsprechende Erklärung findet nach THENIUS (1967) die diskontinuierliche Verbreitung der waldbewohnenden Goldkatzen (*Profelis*), Traguloidea und anderer. Für die Hominidae hat SIMONS (1968) davon abweichende Vorstellungen entwickelt.

#### 4. Paläontologie der Cercopithecoidea

Im Gegensatz zu den Prosimiae und den Hominoidea sind die Cercopithecoidea fossil nur unzureichend bekannt. So wurden nach BISHOP (1963) aus dem Tertiär Ostafrikas neben 352 Exemplaren von Hominoidea lediglich 13 Cercopithecoidea gefunden. Die unterschiedliche Fundhäufigkeit zwischen Makaken und Dryopithecinen im Spättertiär Eurasiens ist ebenfalls bekannt. Da diese Relationen nicht ausschließlich durch verschiedene Fossilisationsbedingungen erklärt werden können, vermutet SIMONS (1963) eine späte Radiation der Cercopithecoidea, da die Funde im ausgehenden Tertiär und im Pleistozän allmählich häufiger werden.

SIMONS hat 1961 in den unteroligozänen Schichten des Fayum eine neue Catarrhinen-Form entdeckt, die er *Oligopithecus savagei* nannte und deren absolutes Alter mit mehr als 32 Millionen Jahren bestimmt wurde. Wie *Propliopithecus*, jedoch anders als *Apidium* und *Parapithecus*, besitzt *Oligopithecus* schon die typische Catarrhinen-Zahnformel  $2/1/2/3$  und bietet auch der Molarenmorphologie nach Anknüpfungspunkte für die Cercopithecoidea (SIMONS, 1964). Auch das relativ hochentwickelte *Os frontale*, das SIMONS (1959) aus dem Fayum beschrieb, könnte, diesem Autor zufolge, hierher gehören. Andererseits zeigt *Oligopithecus* Beziehungen zur Prosimiergruppe der Omomyidae, die während des Eozäns eine weite holarktische Verbreitung aufwies (SIMONS, 1967).

Während durch die neuen Ausgrabungen der Yale-Expedition unter der Leitung von E. SIMONS auch mittel- und oberoligozäne Bindeglieder zu den verschiedenen Hominoidea vorliegen:

*Aeolopithecus chirobates* zu den Hylobatidae und *Aegyptopithecus zeuxis* zu den Pongidae und Hominidae, finden sich die ersten echten Cercopithecoidea erst im Miozän Ostafrikas. Als frühester Fund kann vielleicht ein linker  $M_3$  gelten, den HOOIJER

(1963) aus dem unteren Miozän des Ostkongos (westlicher Rand des großen Grabenbruches, südlich des Albert-Sees) beschrieb. Jedoch ist das wirkliche Alter der Fundschichten (Sinda Beds, Ongoliba 830 m) noch keineswegs sicher, nach GAUTIER (1967) dürfte oberes Miozän wahrscheinlicher sein.

Der Molar zeigt eine vollständig ausgebildete Bilophodontie mit normal entwickeltem Hypoconulid und ist von einem rezenten Makaken kaum zu unterscheiden. Da er auch große Übereinstimmung mit dem etwas kleineren „*Mesopithecus*“-Material (= *Victoriapithecus*, s. u.) aufweist, ließ HOOIJER die Benennung offen: Cf. *Macaca* c. q. *Mesopithecus spec.*

Schon 1943 hatte MACINNES von den Inseln Kiboko und Maboko ein Mandibel-fragment und mehrere isolierte Molaren beschrieben, die er provisorisch „*Mesopithecus?*“ benannte. Dieses und zusätzliches Material aus Ostafrika wurde durch v. KOENIGSWALD (1969) neu bearbeitet. Er bestimmte das oben erwähnte Mandibel-fragment, das von Rusinga stammen soll, als Typusexemplar von *Victoriapithecus macinnesi*; als Typusexemplar einer zweiten, etwas größeren Art *Victoriapithecus leakeyi* einen oberen Molaren von Kiboko. Zeitlich ordnet v. KOENIGSWALD das Material im mittleren Miozän ein.

Einige Unklarheiten entstehen jedoch durch Angaben von LEAKEY (1967) und von BISHOP (1967), die „*Mesopithecus*“- (= *Victoriapithecus*-)Material lediglich für die Insel Maboko anführen. Gerade die Fauna dieser Insel dürfte jedoch neueren Ermittlungen zufolge wesentlich jünger als Rusinga sein, und wahrscheinlich oberes Miozän bis unteres Pliozän darstellen. Auf Grund der Existenz fortgeschrittener Bovidae hatte schon WHITWORTH (1958) auf das geringere Alter von Maboko hingewiesen.

Während bei den unteren Molaren die Ausbildung der Bilophodontie abgeschlossen ist, zeigen die oberen Molaren aus dem Miozän Ostafrikas überraschenderweise noch ein primitives trigonodontes Grundmuster. Eine Crista obliqua verbindet Protoconus und Metaconus, wodurch der hintere Innenhöcker isoliert steht. Mit großer Sicherheit dürfte es sich um einen echten Hypoconus handeln, auch wenn kein Cingulum mehr nachzuweisen ist. Damit spricht auch dieses wichtige Merkmal für die Monophylie der Hominoidea und der Cercopithecoidea, die vor allem von HÜRZELER und KÄLIN auf Grund der unsicheren Natur gerade dieses Höckers in Frage gestellt worden war. Die Bilophodontie, das Merkmal, das die Cercopithecoidea besonders auszeichnet, hat sich demnach erst im Verlauf des Miozäns vollständig entwickelt. Wie bei anderen Säugern und Primaten ging dabei die Umbildung der unteren Molaren voraus.

Der zeitlich nächste Fund ist eventuell *Macaca flandrini*, nach ARAMBOURG (1959) aus dem obersten Miozän Algeriens stammend. Da die Begleitfauna pontischen Charakter besitzt, wird unter anderem von v. KOENIGSWALD (1969) ein unterpliozänes Alter angenommen. Jedoch hat ARAMBOURG (1963) seine Einstufung ausdrücklich verteidigt.

Im Verlauf des Pliozäns und des Pleistozäns werden die Funde fossiler Cercopithecoidea zunehmend häufiger und dehnen sich räumlich auf Europa und Asien aus. Jedoch bieten die bilophodonten Molaren und die übrigen Zahn- und Knochenreste meist nur wenige diagnostische Anhaltspunkte, so daß eine Klassifikation der bekannten Formen auf große Schwierigkeiten stößt. Da nach REMANE (1960) selbst die rezenten Cercopithecidae und Colobidae auf Grund ihrer Molarenmorphologie kaum sicher zu identifizieren sind, ist dies von den fragmentären Fossilresten erst recht nicht zu erwarten. Daher finden sich in der Literatur meist nur sehr vage und unzuverlässige Gattungs- oder Artbestimmungen.

Eine Ausnahme stellt die unterpliozäne Form *Mesopithecus pentelici* dar, von der nahezu das gesamte Skelett bekannt ist. Trotzdem ist auch ihre systematische Stellung nicht umstritten, sie wird jedoch meist zu den Colobidae gerechnet (VERHEYEN, 1962). REMANE (1965) wies darauf hin, daß *Mesopithecus* einen nur wenig entwickel-



ten knöchernen äußeren Gehörgang besitze; entsprechendes konnte ZAPFE (1960) bei *Pliopithecus* feststellen.

Eigene Beobachtungen am *Mesopithecus*-Material des British Museum (Natural History) ergaben, daß das Exemplar BM No. 8944 einen gut entwickelten Meatus aufweist (Abb. 4). In der Schädelgröße entspricht *Mesopithecus* etwa *Procolobus badius*. Die interorbitalbreite ist etwa gleich, während die Orbitae selbst deutlich vergrößert sind. Das Os nasale ist relativ breit und aboral abgerundet; eine Internasalnaht konnte ich nicht feststellen. Das Foramen magnum ist mit  $12 \times 12$  mm relativ klein. Die Incisiven sind unspezialisiert und klein, die männlichen Canini lang und dolchförmig. Die Molarenreihe ist relativ lang, die Praemolaren und Molaren sind vor allem deutlich breiter als bei gleich großen *Procolobus* und *Cercopithecus*;  $M^3$  ist klei-

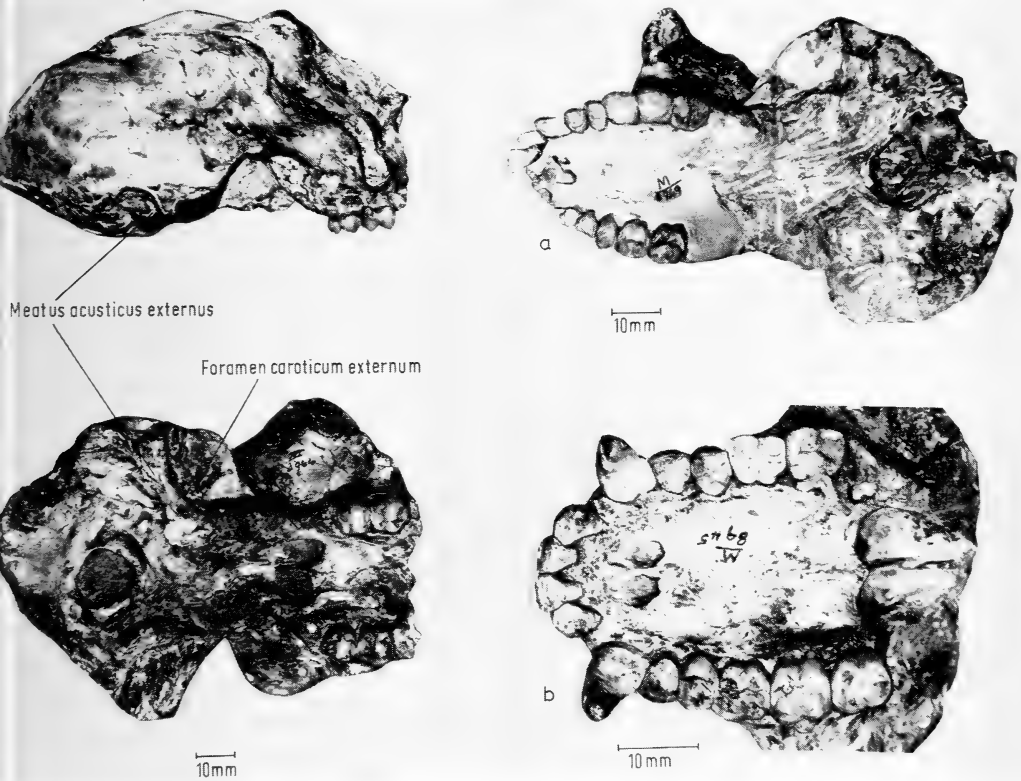


Abb. 4 (links). *Mesopithecus pentelici* (BM 8944) Basal- und Seitenansicht zeigen den Meatus acusticus externus) — Abb. 5 (rechts) a. Weibliches Exemplar von *Mesopithecus pentelici* (BM 8949); der Zahnbogen ist nahezu komplett erhalten, die Basallänge beträgt etwa 70 mm; C— $M^3$ : 35,0 mm — b. Oberkiefer eines männlichen Exemplars von *Mesopithecus pentelici* (BM 8945); die palatinale Länge beträgt 39 mm; C— $M^3$ : 37,7 mm;  $M^1$ — $M^3$ : 21,4 mm

ner als  $M^2$ . Der Zahnbogen zeigt relativ ovale Konturen und ist nicht eckig wie bei vielen Colobidae. Besonders abweichend von den Colobidae ist die Molarenmorphologie; die Querjochs sind nicht so gratartig ausgeprägt wie bei der Mehrzahl der Colobidae, sondern die Höcker besitzen mehr bunodonten Charakter wie bei den Makaken und zeigen auch deren Abkaumuster. Somit weist *Mesopithecus pentelici* im Bau der Nasenregion Beziehungen zu den Colobidae auf, während das Gebiß mehr dem Cerco-

pitheciden-Typ entspricht (Abb. 5). Diese Mittelstellung zwischen Makaken und Languren hatte schon GAUDRY (1862) herausgestellt.

Die Pliozänformen *Libypithecus* und *Dolichopithecus* werden entgegen früheren Auffassungen heute meist zu den Cercopithecidae gezählt. HILL (1968) stellt *Libypithecus* in die Tribus Theropithecini, dagegen *Dolichopithecus* und *Paradolichopithecus* zu den Colobidae. JOLLY (1967) hat die unterschiedlichen Klassifikationen dieser Formen ausführlich besprochen; er hält *Dolichopithecus* für kongenerisch mit *Procynocephalus* aus dem Pleistozän Chinas, und damit, wie VERHEYEN (1962), für cercopithecoid. Eine Zusammenstellung der präpleistozänen Funde von Cercopithecoidea und ihre zeitliche Korrelation gibt Tabelle 1.

Während im untersten Pleistozän Afrikas relativ hochentwickelte Vorläufer der rezenten Gruppen auftreten, sind Makaken-ähnliche Formen ganz auf Eurasien und den Indomalaischen Archipel beschränkt. In Europa scheinen während des gesamten Villafranchium lediglich *Macaca florentina* und *Dolichopithecus arvernensis* existiert zu haben, während in Indien und China eine gewisse Radiation stattfand, die Pavian-ähnliche Formen hervorbrachte. JOLLY (1964) konnte nachweisen, daß es sich bei *Procynocephalus wimanni*, *Papio falconeri*, *Papio subhimalayanus* und *Macaca andersoni* höchstwahrscheinlich um spezialisierte Makaken handelt. An *Papio* erinnern vor allem die beträchtliche Größe und die Schnauzenverlängerung, jedoch sind die Molaren breiter und es fehlen jegliche Andeutungen von Fossae maxillares und suborbitales (SCHLOSSER, 1924). Eine Molarenverbreiterung ist auch bei *Macaca speciosa* und *M. fuscata* zu beobachten.

Nach KURTEN (1968) lassen sich in Mitteleuropa Makaken bis in das Mindel-Riss-Interglazial nachweisen; sie werden meist als Vorläufer des Magot angesehen (siehe Tabelle 2).

Die obigen paläogeographischen Erörterungen haben für die Systematik der Cercopithecidae und der Colobidae wichtige Implikationen. Aus der postulierten unterpliozänen Trennung der afrikanischen und asiatischen Formen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

a. Da sowohl die afrikanischen als auch die asiatischen Colobidae dieselben komplizierten Magendifferenzierungen besitzen, deren Homologie nach KUHN (1964) wahrscheinlich ist, müßten sie auch bei den gemeinsamen Ausgangsformen des Mio-Pliozäns schon entwickelt gewesen sein. Das bedeutet aber, daß die beiden skizzierten Anpassungslinien der Cercopithecoidea, einerseits die blätterfressenden, arboricol-semibrachiatorischen Colobidae, andererseits die omnivoren, terrestrisch- oder arboricol-quadrupeden Cercopithecidae, schon damals nebeneinander existierten. Beide Taxa dürften somit wenigstens seit dem unteren Miozän ihre unterschiedlichen Adaptationszonen einnehmen – sofern sie überhaupt monophyletisch sind. Die Anpassungsunterschiede betreffen vor allem den Kauapparat und den Magendarmtrakt. Jedoch sind auch im Verhaltensrepertoire und am Bewegungsapparat deutliche Verschiedenheiten festzustellen (POCOCK, 1939).

Nach LE GROS CLARK (1962) war eines der Hauptkennzeichen der Evolution der Primaten „not so much progressive adaptation, but progressive adaptability“ (S. 41). Dies gilt auch für die Cercopithecoidea. Daher wird der stammesgeschichtlich alte, gut gegeneinander abgrenzbare Anpassungscharakter beider Taxa selten deutlich genug gesehen und folglich taxonomisch unterbewertet.

b. Die Makaken stellen morphologisch einen sehr generalisierten und primitiven Typus unter den rezenten Cercopithecidae dar (VOGEL, 1966). Dies schließt natürlich die Existenz spezialisierter Formen und Merkmale nicht aus. Es scheint deshalb, unter Berücksichtigung der paläontologischen Fundsituation, vertretbar, in den Makaken gewissermaßen Repräsentanten des miozänen Entwicklungsstandes der Cercopithecidae zu sehen. Ähnliches läßt sich für die asiatischen Colobidae feststellen, wenn hier auch

Tabelle 1

		AFRIKA	EUROPA	ASIEN
PLEISTOZAN -0,3 · 10 <sup>7</sup>	ASTIUM		MACACA PRISCA (Montpellier, Csarnota)  DOLICHOPITHECUS RUSCINENSIS	
	PIACENTIUM	LIBYPTHECUS MARKGRAFI		CERCOPITHECUS ASNOTI  MACACA SIVALENSIS  PALAEOPITHECUS SIVALENSIS
PLIOZAN -1,2 · 10 <sup>7</sup>	Nagri			PALAEOPITHECUS SYLVATICUS
	Bou Hanifa		MESOPITHECUS PENTELICI (Griechenland; Ungarn)	MESOPITHECUS SPEC. (TIRASPOL - SÜDRUSSL. MARAGA PERSIEN)
MIOZAN -2,5 · 10 <sup>7</sup>	SARMATIUM	MACACA FLANDRINI		
	VINDOBONIUM	Kiboko  Rusinga Mohari	VICTORIAPITHECUS LEAKEYI  VICTORIAPITHECUS MACINNESI Cf. MACACA c. q. MESOPITHECUS	
	BURDIGALIUM	Bugti Moghara		
OLIGOZ.	AQUITANIUM	OLIGOPITHECUS SAVAGEI ? -3,2 · 10 <sup>7</sup>		

Tabelle 2

OBERPL.		AFRIKA			EURASIEN	
		OST-	SÜD-		MITTEL-u. WESTEUR.	ASIEN u. OSTEUROPA
			PAPIO SPELAEUS	WÜRM		
MITTELPLEISTOZÄN	HOPEFIELD OLORGESAILIE KANJERA OLDUVAI IV	SIMOPITHECUS JONATHANI  SIMOPITHECUS OSWALDI	SIMOPITHECUS OSWALDI	RISS II  E - ILFORD RISS I D - HOLSTEIN	MACACA SPEC. (HEPPENLOCH u.a.)  MACACA SYLVANA (MOSBACH)  MACACA MULATTA (VOIGTSTEDT)	
	OLDUVAI III	SIMOPITHECUS JONATHANI  SIMOPITHECUS LEAKEI	CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII  SIMOPITHECUS DANIELI	GÜNZ II  B - WAALIUM GÜNZ I	MACACA SYLVANA (EPISCOPIA)	
VILLAFRANCHIUM (UNTERPL.)	OLDUVAI II KROMDRAAI SWARTKRANS	PAPIO SPEC,   CERCOCEBUS ADO ? CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII SIMOP. SERENGETENSIS PARACOLOBUS CHEMERONI	GORGOPITHECUS MAJOR DINOPITHECUS INGENS PAPIO ROBINSONI PAPIO ANGUSTICEPS PARAPAPIO JONESI	TIGLIUM  VAL D'ARNO	MACACA FLORENT.  MACACA FLORENT.	DOLICHOPITHECUS (BUDAPEST)
	LAETOLIL OMO OLDUVAI I MAKAPAN STERKFORTEIN TAUNG	PAPIO BARNGENSIS SIMOPITHECUS SPEC. PAPIO SPEC. DINOPITHECUS BRUMPTI	CERCOPITHECOIDES WILLIAMSII SIMOPITHECUS DARTI PAPIO IZODI PARAPAPIO WHITEI PARAPAPIO BROOMI PARAPAPIO JONESI PARAPAPIO ANTIQUUS	SENÈZE   SAINT-VALLIER  PINJOR	MACACA FLORENT.   MACACA FLORENT.	PAPIO SUB- HIMALAYANUS PAPIO FALCONERI MACACA ANDERSONI
-3-106	KANAM KAISO	SIMOPITHECUS SPEC.		VIALETTE ETOUAIRES TATROT-ZONE	DOLICHOPITHECUS	MACACA SPEC. (ZLATY KUN)
		MACACA cf. TRARENSIS (NORDAFRIKA)		VILLAFRANCA D'ASTI	MACACA FLOREN- TINA	PROCYNOCEPHALUS (CHINA)
ASTIUM					MACACA PRISCA DOLICHOPITHECUS RUSCINENSIS	MACACA PRISCA

die Verhältnisse komplexer zu sein scheinen. Die basalen Vertreter der Cercopithecoidea haben in Eurasien zwar eine beträchtliche Radiation durchgemacht, im wesentlichen jedoch ihren ancestralen Typus konserviert. Die wenigen evoluierten, pavianähnlichen Formen des asiatischen Pleistozäns können nicht als Ursprung der hochentwickelten Cercopithecoidea Afrikas angesehen werden. Die früher häufig vertretene Auffassung, daß die Paviane analog den Huftieren in den Steppen Zentralasiens entstanden und mit diesen im Plio- und Pleistozän nach Afrika vorgedrungen seien (SCHLOSSER, 1924), scheint demnach nicht haltbar. Nach COOKE (1963) ist auch die Entwicklung der afrikanischen Steppenfauna differenzierter zu sehen. Vermutlich stellen die Makaken also eine heterogene Basalgruppe der Cercopithecoidea dar, deren vorläufige Zusammenfassung in eine Tribus Macacini OWEN, 1843 aus chorologischen und morphologischen Gründen gerechtfertigt erscheint (ПОЦОК, 1925).

An dieser Stelle sind noch einige Bemerkungen über die systematische Stellung der Meerkatzen einzufügen. Obwohl VOGEL (1966) diese Gruppe für einen evoluierten und jungen Zweig der Cercopithecoidea hält, sprechen doch zahlreiche Befunde gegen eine solche Auffassung. Vor allem durch ihre Chromosomenzahl von  $2n = 54-72$  weichen sie von den Makaken, Pavianen und Geladas mit einheitlichem Diploid-Satz von 42 ab. GOODMAN, FARRIS und POULIK (1967) haben auch serologische Unterschiede zwischen den Meerkatzen und den übrigen Cercopithecoidea festgestellt. Fossile Meerkatzen sind bisher nur aus dem Holozän bekannt (PEABODY, 1954). Die Form *Cercopithecus asnoti* aus den Siwaliks dürfte mit großer Sicherheit zu *Macaca* gehören, wo nach WELSCH (1967) ein Hypoconulid ebenfalls relativ häufig fehlt. Nach eigenen Beobachtungen ist dies besonders häufig der Fall bei *Macaca sinica* und *M. radiata*. So wird man gegenwärtig mit HILL (1966, 1968) die Meerkatzen als früheste Abspaltung aus der basalen Cercopithecoidea-Schicht ansehen dürfen, die vor allem in jüngster Zeit eine starke Radiation durchmachte. Zwangsläufig muß man sie als Schwestergruppe Cercopithecoidea GRAY, 1821 den übrigen Formen gegenüberstellen, die der Prioritätsregel entsprechend zur Unterfamilie Papioninae BURNETT, 1828 zusammenzufassen sind.

## 5. Systematik und Stammesgeschichte der Papionini und Theropitheciini

Zahlreiche neue Fossilfunde aus Ost- und Südafrika lassen die Entwicklung der Paviane und Geladas während des Pleistozäns deutlicher erscheinen. Die Formen wurden vorwiegend durch FREEDMAN (1957, 1960, 1961, 1965) beschrieben und diskutiert. Die Tabelle 1 führt das bekannte Material auf und versucht gleichzeitig eine Synchronisation der verschiedenen Fossilformen.

Eine gesicherte Korrelierung des afrikanischen und des eurasiatischen Pleistozäns ist im Augenblick noch nicht möglich. Immerhin haben palynologische Untersuchungen in verschiedenen Teilen Afrikas durch VAN ZINDEREN BAKKER u. a. wenigstens für das Oberpleistozän grundsätzliche Übereinstimmungen der Klimaschwankungen in Europa und Afrika ergeben. Auch die Stratigraphie der afrikanischen Funde ist sehr schwierig und bisher nur versuchsweise geklärt. Neue Möglichkeiten eröffnen sich jedoch durch die absoluten Altersbestimmungen, die jetzt in verstärktem Maße vorgenommen werden. So wird das Alter des „bed I“ von Olduvai mit etwa 1,75 Millionen Jahren angegeben, was nach LEAKEY (1965) etwa dem mittleren bis oberen Villafranchium entspricht. COOKE (1963) vertritt die Auffassung, daß die Spaltenfüllungen von Taung, Sterkfontein und Makapansgat in Südafrika etwa ähnlich alt seien. Die Fundorte Swartkrans und Kromdraai entsprechen etwa Olduvai II, das wiederum nach LEAKEY oberstes Villafranchium bis unteres Mittelpleistozän umfaßt. Hopefield, von wo SINGER (1962) ebenfalls Cercopithecoidea-Material beschrieb, dürfte etwa mit Olduvai IV synchron sein. Zusammen mit den Fundorten Kanjera und Olorgesailie in

Kenia gehören beide wahrscheinlich an die Grenze Mittel/Oberpleistozän. Die Cercopithecoiden-Funde aus Ost- und Südafrika überbrücken somit eine Zeitspanne von etwa 1,5 Millionen Jahren und lassen daher einige Einblicke in die Evolution dieser Tiergruppe erwarten.

In der Tat weisen die ältesten Fundorte Taung und Sterkfontein die kleinsten und primitivsten Cercopithecoida auf: *Parapapio antiquus*, *Parapapio jonesi*, *Papio izodi* und den relativ hoch entwickelten Colobiden *Cercopithecoides williamsi*. Nach FREEDMAN (1957) zeigen *Parapapio antiquus* und *Papio izodi* so viele Übereinstimmungen im Schnauzenprofil, in der Entwicklung der Oberaugenwülste und der Maxillarleisten sowie im wenig ausgeprägten Sexualdimorphismus, daß diese zwei Arten „May represent a morphological stage not far from the point at which the genera *Parapapio* and *Papio* started diverging from a common stemm“ (p. 245). Bei den südafrikanischen Pavianen des frühen Pleistozäns lassen sich zunehmende Größe und Differenzierung feststellen, die in den sehr großen Formen wie *Papio robinsoni* und *Dinopithecus ingens* aus der jüngeren ‚Swartkrans-Faunenschicht‘ (COOKE) einen Höhepunkt erreichen. Auch aus Ostafrika liegt einiges Fossilmaterial aus dem Unterpleistozän vor, insbesondere von Olduvai und Laetolil. ARAMBOURG (1947) beschrieb von Omo einen *Dinopithecus brumpti*, der aber nach LEAKEY (1967) mit *Simopithecus oswaldi* identisch ist; *Cercocebus ado* ist nach demselben Autor (LEAKEY) wahrscheinlich zu *Papio* oder *Parapapio* zu stellen. LEAKEY jr. (1969) hat vom Baringo-See zwei neue unterpleistozäne (Chemeron Beds) Cercopithecoiden beschrieben: *Paracolobus chemeroni* und *Papio baringensis*, einen relativ hoch entwickelten, echten Pavian. Derzeit wird am Kenya National Museum, Nairobi, umfangreiches neues Cercopithecoiden-Material monographisch bearbeitet, das unsere bisherigen Kenntnisse sehr erweitern dürfte (A. EPPS und R. E. F. LEAKEY, persönliche Mitteilung).

Schon aus dem sehr frühen Pleistozän der Kaiso-Serie (Uganda), von Omo (Äthiopien) und von Makapansgat (Südafrika) ist die Gattung *Simopithecus* bekannt, die sich von den angeführten Pavian-ähnlichen Formen sicher unterscheiden läßt. Vor allem die Morphologie der Molaren erlaubt eine scharfe Trennung zwischen *Simopithecus* und der Gruppe: *Parapapio*, *Papio*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus* und *Brachygnathopithecus*.

Die Gattung *Simopithecus* ist nach FREEDMAN (1957) durch folgende Diagnose gekennzeichnet: „The cusps are high, and the foveae, fossae and clefts between them deep. A high ridge of enamel joins the buccal cusps in the lower molars and the lingual cusps in the upper. The unworn and worn appearance of these teeth is unique in the Cercopithecoida and clearly defines the group.“ Inzwischen sind nahezu vollständige männliche und weibliche Schädel bekannt geworden (LEAKEY und WHITWORTH, 1958; LEAKEY, 1943), die weitergehende Vergleiche ermöglichen. Auch das postcraniale Skelett ist weitgehend bekannt, wenn auch noch nicht publiziert.

Gegenüber den spitzhöckerigen, mit breiten, runden Einziehungen zwischen dem mesialen und distalen Höckerpaar versehenen Molaren von *Simopithecus* besitzen die Pavianartigen eine relativ stumpfhöckerige Kaufläche von bunodontem Charakter. Die Höckerpaare sind lediglich durch Einkerbungen getrennt, die Längsleiste fehlt. Durch Abkauung entsteht bei *Simopithecus* eine ausgeprägte Quergliederung durch Schmelzschleifen (Abb. 6).

Schon ANDREWS, der 1916 *Simopithecus* aus Ostafrika erstmals beschrieb, hat auf die große Ähnlichkeit dieser Molarenstruktur mit derjenigen des rezenten *Theropithecus gelada* hingewiesen (Abb. 7 u. 8.). Für beide Genera ist die geringe Entwicklung des Vordergebisses, das bei *Simopithecus* noch sekundäre Reduktion erfährt, charakteristisch. Auch am übrigen Schädel lassen sich zahlreiche Übereinstimmungen zwischen diesen beiden Gattungen aufzeigen. LEAKEY und WHITWORTH (1958) haben eingehende Vergleiche angestellt und folgende Punkte hervorgehoben: In der Seitenansicht

fällt die steile Stellung der oberen Gesichtshälfte gegenüber der Zahnreihe auf, während sie bei *Papio* stark nach rostral abgeschrägt ist. Insgesamt liegt der Gesichtsschädel bei *Theropithecus* und *Simopithecus* in Beziehung zum Hirnschädel sehr tief; er bleibt auch relativ kurz. Dagegen läßt der Hirnschädel bei *Papio* flach nach dorsal aus, wodurch Foramen magnum und Planum nuchale etwa im Niveau der Okklusionsebene liegen. Zwischen *Simopithecus* und *Theropithecus* gibt es weitere Übereinstimmungen in der Morphologie der Überaugenwülste und der Schnauze, an welcher keine Maxillarleisten entwickelt sind. Diese Leisten sind dagegen bei vielen Makaken und Mangaben sowie bei allen Pavianen und Mandrills sehr charakteristisch ausgeprägt; ihre Entwicklung ist bei *Parapapio* zu beobachten. In der Norma verticalis (Abb. 9) fällt bei *Simopithecus* und *Theropithecus* die starke Aushenkelung der Jochbögen, die starke post-orbitale Einschnürung sowie die breite, abgestutzte Form der Crista nuchae auf. Bei beiden treffen sich die Lineae temporales schon vor dem Bregma, während sich bei *Papio* die Crista sagittalis erst kurz vor der weit ausladenden Protuberantia occipitalis externa ausbildet. Bei *Papio* nimmt der M. temporalis einen stark schrägen Verlauf (HOFER, 1965), während die genannten Schädelmerkmale bei *Simopithecus* und *Theropithecus* durch einen kräftigen und relativ steil einstrahlenden Schläfenmuskel verursacht werden.

Mit der tiefen Lage des Oberkiefers korrespondiert der hohe und steile Ramus mandibulae, der bei der Art *Simopithecus jonathani* aus dem Mittelpleistozän Olduvais extreme Ausmaße erreichte. Die Abbildung 9 D zeigt, daß diese Form sogar den rezenten Gorilla an Größe übertroffen haben dürfte.

Die Gattung *Simopithecus* ist schon im untersten Pleistozän eindeutig definierbar und macht bis zum mittleren Pleistozän eine Weiterentwicklung und Radiation durch, die in den vergleichsweise riesigen Formen *S. leakeyi* und *S. jonathani* ihren vorläufig bekannten Höhepunkt erreicht. Im Vergleich zu diesen Formen, die sich vor allem durch eine starke Reduktion der Incisiven und der Canini sowie eine Vergrößerung und Differenzierung der Molarenreihe auszeichnen, repräsentiert *Theropithecus gelada* einen relativ primitiven und generalisierten Vertreter dieser Formengruppe.

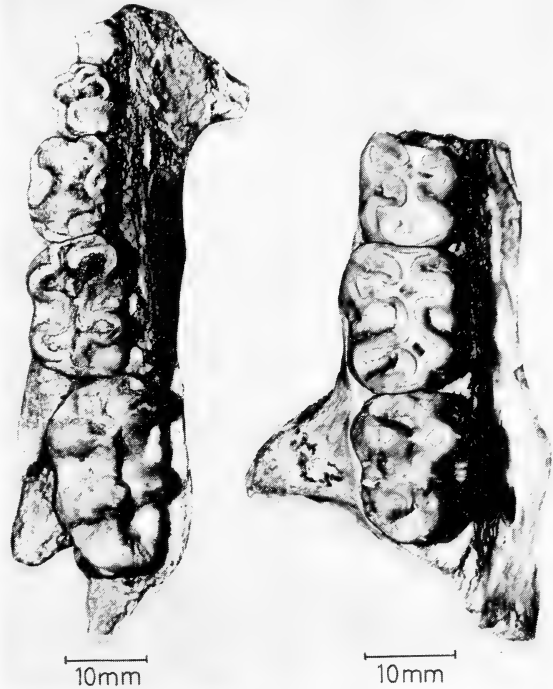


Abb. 6 a und b. Beachte die breiten Einziehungen zwischen den einzelnen Höckerpaaren und die gelappte Form der Schmelzschleifen (leicht retuschiert). An den unteren Molaren sind Protoconid und Hypoconid, an den oberen Protoconus und Hypoconus durch eine längslaufende Crista verbunden. Entsprechende Verhältnisse finden sich bei *Theropithecus*. — a (links). *Simopithecus leakeyi* (BM 14 953), linkes Corpus mandibulae — b (rechts). *Simopithecus oswaldi* (BM 11 538), linkes Maxillarfragment



Abb. 7. Abkaumuster der oberen und unteren Zahnreihe eines männlichen *Theropithecus gelada*. Beachte die starke Lappung der Schmelzleisten sowie die starken Vorbauten bei den Molaren. (Aufn.: HOSANG)

Demgegenüber scheint die Evolution der echten Paviane, von *Parapapio*-ähnlichen Formen ausgehend, später einzusetzen. Zur *Simopithecus-Theropithecus*-Gruppe zeigen auch die frühen Fossilformen keine näheren Beziehungen. Die vergleichend-morphologische Analyse der rezenten Paviane und Geladas zeigt ebenfalls, daß beide Konvergenzformen darstellen (MAIER, im Druck). Vor allem die Ausbildung der Sexualhautbildungen und der Sitzschwielen beweist, daß *Papio*, *Mandrillus* und *Cercocebus* untereinander näher verwandt sind, als jede dieser Gattungen mit *Theropithecus*. POCK (1925) hat als erster auf diese Zusammenhänge hingewiesen. Mit JOLLY (1966) und HILL (1968) schlage ich daher für beide Gruppierungen die Errichtung eigener Tribus vor: Papionini BURNETT, 1928 (*Papio*, *Mandrillus*, *Cercocebus*, *Parapapio*, *Gorgopithecus*, *Dinopithecus*, *Brachygnathopithecus* und *Theropithecini* JOLLY, 1966 (*Theropithecus*, *Simopithecus*).



Abb. 8. *Theropithecus gelada* Rüppell (Typus) Zähne des Ober- und Unterkiefers



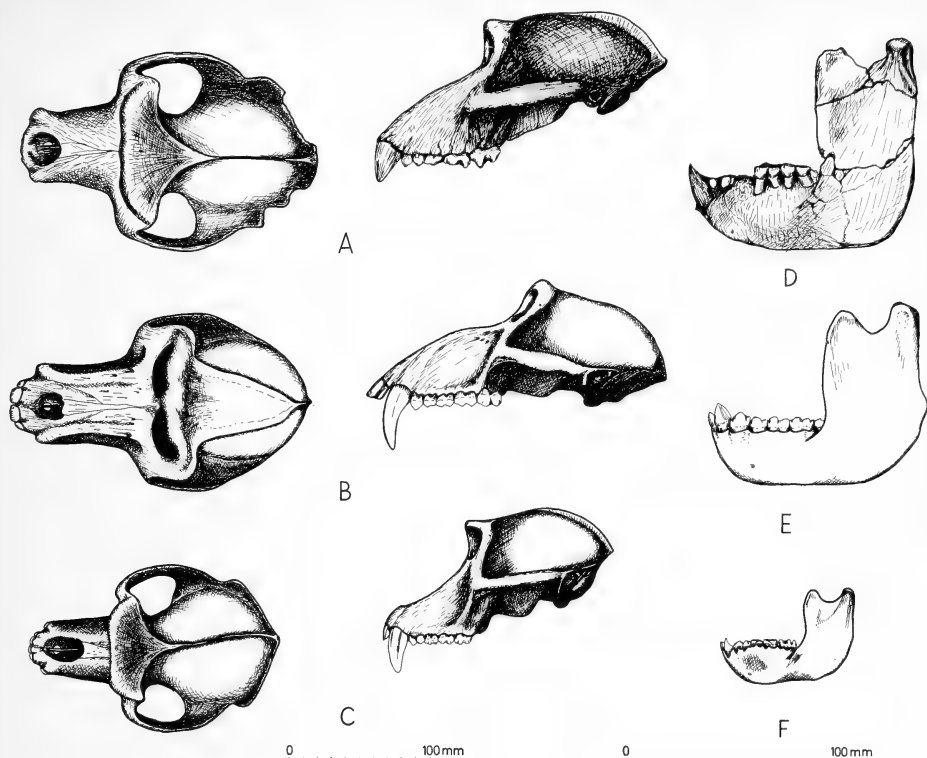


Abb. 9. Nachzeichnungen aus LEAKEY and WHITWORTH (1958). A — Dorsal- und Seitenansicht eines männlichen *Simopithecus oswaldi* von Kanjera; B — *Papio doguera tessellatus*, Männchen; C — *Theropithecus*, Männchen; D — Mandibula von *Simopithecus jonathani*, Weibchen (Typus); zum Größenvergleich dazu Mandibulae eines weiblichen Gorilla (E) und eines weiblichen *Theropithecus gelada* (F). A—C und D—F jeweils in gleicher Vergrößerung. Die Zeichnungen demonstrieren die übereinstimmenden Schädelmerkmale zwischen *Simopithecus* und *Theropithecus*, sowie die Unterschiede gegenüber *Papio*

Aus den vorausgegangenen Erörterungen ergibt sich für die Cercopithecoidea folgendes Verwandtschaftsdiagramm, das in vielen Einzelpunkten an der Darstellung von KUHN (1967) orientiert ist (Abb. 10).

### Zusammenfassung

Die Systematik und die Klassifikation der Cercopithecoidea ist immer noch erschwert durch mangelhafte Kenntnis der rezenten Formen sowie durch die Spärlichkeit der Fossilnachweise. So sind die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Hominoidea einerseits, und zwischen Colobidae und Cercopithecoidea andererseits nicht endgültig geklärt. Möglicherweise leitet die neuentdeckte Fossilform *Oligopithecus savagei* vom oligozänen Catarrhinen-Stock des Fayums zu den Cercopithecoidea über. Die frühesten Vertreter der Cercopithecoidea aus dem mittleren Miozän Ostafrikas, *Victoriapithecus macinnesi* und *V. leakeyi*, besaßen noch obere Molaren mit trigonodontem Grundmuster und isoliertem Hypoconus.

Die Erörterung paläogeographischer und paläoökologischer Verhältnisse legt die Annahme nahe, daß die Catarrhina ihr Entstehungszentrum auf dem afrikanischen Kontinent hatten, der bis zum unteren Miozän isoliert war. Erst dann konnten sich die höheren Primaten über eine neuentstandene, bewaldete Landbrücke nach Eurasien ausbreiten. Durch klimatische Veränderungen bedingt, dürfte ein Faunentausch zwischen der Mehrzahl der afrikanischen und

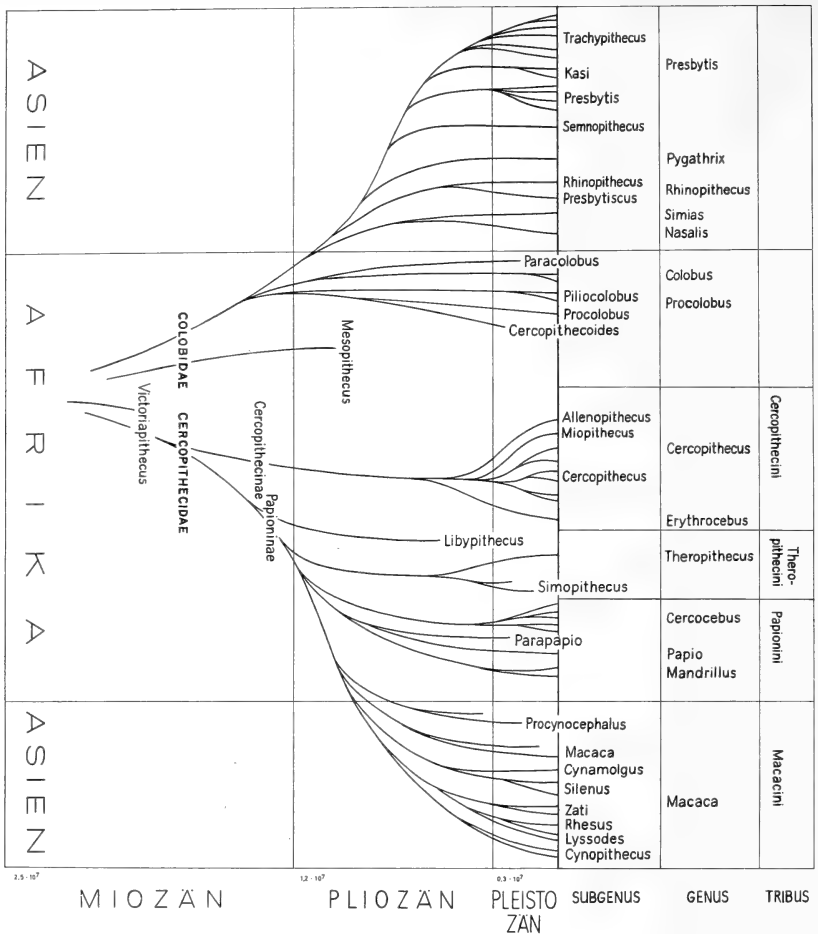


Abb. 10. Stammbaumschema der Cercopithecoidea. Der mittlere Sektor zeigt die afrikanischen Entwicklungslinien, die beiden seitlichen Sektoren die eurasiatischen Radiationen der Colobidae und der Macacini. Die Untergliederung der Colobidae ist augenblicklich noch sehr unzulänglich. Die Chronologie des Schemas ist weitgehend hypothetisch; die asiatischen Formen sind vermutlich schon im Miozän übergewechselt

der eurasiatischen Formen seit dem unteren Pliozän nicht mehr möglich gewesen sein. Einige der stammesgeschichtlichen Konsequenzen dieser Annahmen werden diskutiert.

Die pleistozänen Cercopitheciden-Funde aus Ost- und Südafrika stützen die Auffassung, daß Paviane und Geladas Konvergenzformen darstellen, wodurch die Errichtung der Tribus Papionini und Theropithecini gerechtfertigt erscheint.

Die bekannten Fossilfunde der Cercopithecoidea werden tabellarisch zusammengestellt und nach Möglichkeit zeitlich korreliert.

### Summary

#### *New results in systematics and phylogeny of the Cercopithecoidea*

Phylogenetic considerations on Cercopithecoids are somewhat neglected in comparison with those on Hominoids, mainly due to lack of fossil records. Increasing finds and conclusions from comparative morphology however make it possible to depict the evolution of this Primate taxon more exactly.

For a review of the fossil materials the palaeogeographic and palaeoecologic situations must

be kept in mind. Most important seems to be the fact that all known early Catarrhines from Oligocene and early Miocene lived on the geographically isolated African continent. All facts indicate that the Tethys formed an efficient barrier to faunal exchange between Eurasia and Africa till middle Miocene. Tropical or subtropical climatic conditions of that time suggest that the rising landbridge over Arabia and Asia Minor was covered with dense forest. Consequently at first a forestfauna was exchanged, including some primates such as *Pliopithecus*, *Dryopithecus*, *Oreopithecus* (?) and presumably the forerunners of asiatic Cercopithecoids. During the late Miocene and the Pliocene the climate became drier and the landbridge was then successively savannah, steppe and desert, forming a barrier to most primates.

This allows systematic conclusions: asiatic and African Colobids, possessing the same specializations, must have been separated at least in Miocene times from the Cercopithecids. The asiatic Macaques may represent the basal stock of the Cercopithecids, which remained generalized and primitive, radiating only to a modest degree into different adaptation-types in Eurasia. In Africa Cercopithecids developed into three main groups, partly well documented by new fossil finds: 1) the Cercopithecini, whose origins and relationships remain obscure, 2) the Theropithecini, a group which very early developed terrestrial and herbivorous adaptations and whose climax was in early and middle Pleistocene, and 3) the Papionini, a heterogeneous taxon with Mangabeys, Mandrills and Baboons, whose larger forms also adapted to terrestrial life, but presumably later and to a lesser degree than the Theropithecini.

### Literatur

- ABEL, O. (1931): Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. 398 S., Jena.
- ADAMS, C. G. (1967): Tertiary Foraminifera in the Tethyan, American, and Indo-Pacific Provinces. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 195—217, London.
- ADAMS, C. G., and AGER, D. V., eds. (1967): Aspects of Tethyan Biogeography. The Systematics Association Publication No. 7, 1—336, London.
- ANDREWS, C. W. (1916): Note on a new baboon (*Simopithecus oswaldi*, gen. et spec. n.) from the (?) Pliocene of British East Africa. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 8) 18, 410—419.
- ARAMBOURG, C. (1927): Les poissons fossiles d'Oran. Mater. pour la carte géol. de l'Algérie (1. ser.: Paleont.), 6.
- (1947): Contribution à l'étude géologique et paléontologique du Bassin du Lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo. 2<sup>e</sup> partie: Paléontologie. Miss. sci. Omo, 1932/1933, 1/III, 75—562, Paris.
- (1963): Continental vertebrate faunas of the tertiary of North Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 55—64, Chicago.
- ASHTON, E. H., and OXNARD, C. E. (1963): The musculature of the primate shoulder. Trans. Zool. Soc. London 29, 553—650.
- BISHOP, W. W. (1963): The later Tertiary and Pleistocene in Eastern Equatorial Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 246—275, Chicago.
- (1967): The later Tertiary in East Africa — volcanics, sediments, and faunal inventory. In: Background to Evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 31—56, Chicago.
- BUBNOFF, S. v. (1956): Einführung in die Erdgeschichte. Berlin.
- BUETTNER-JANUSCH, J. (1966): A problem in evolutionary systematics: nomenclature and classification of baboons, genus *Papio*. Folia primat. 4, 288—308.
- CHIARELLI, B. (1968): Caryological and hybridological data for the taxonomy and phylogeny of the Old World Primates. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 151—186, Turin.
- COOKE, H. B. S. (1963): Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to Southern Africa. In: African Ecology and Human Evolution (eds.: Howell and Bourlière), 65—116, Chicago.
- DAVIS, D. D. (1964): The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanisms. Fieldiana: Zoology Memoirs 3, 1—339, Chicago.
- EKMAN, S. (1953): Zoogeography of the sea. (Nachdruck 1967). 417 S., London.
- FOODEN, J. (1969): Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes. (Primates: Cercopithecidae). Bibliotheca primat. 10, 1—148, Basel.
- FREEDMAN, L. (1957): The fossil Cercopithecoidea of South Africa. Ann. Transv. Mus. 23, 121—262.
- (1960): Some new cercopithecoid specimens from Makapansgat, South Africa. Paleont. afric. 7, 7—45.
- (1961): New cercopithecoid fossils, including a new species, from Taung, Cape Province, South Africa. Ann. S. Afric. Mus. 46, 1—14.
- (1965): Fossil and subfossil primates from the limestone deposits at Taung, Bolt's Farm and Witkrans, South Africa. Paleont. afric. 9, 19—48.

- GAUDRY, A. (1862): Animaux fossiles et geologie de l'Atrique. Paris.
- GAUTIER, A. (1967): New observations on the later Tertiary and early Quarternary in the Western Rift: the stratigraphic and palaeontological evidence. In: Background to evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 73—87, Chicago.
- GOODMAN, M. (1968): Phylogeny and taxonomy of the catarrhine primates from immunodiffusion data. I. A review of the major findings. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 95—107, Turin.
- (1968): Evolution of the catarrhine primates at the macromolecular level. In: Primates in Medicine, vol. I, (ed.: Kratochvil), 10—26, Basel.
- GOODMAN, M., FARRIS, W., POULIK, E. (1967): Immunodiffusion and electrophoretic investigation of the systematics and evolutionary genetics of Old World Monkeys with particular reference to baboons. In: Baboon in Medical Research, II, (ed.: Vagtborg), 783—795, Austin.
- GREGORY, W. K. (1922): The origin and evolution of the human dentition. 548 S., Baltimore.
- HALL, K. R. L. (1968): Social organization of the Old-World Monkeys and Apes. In: Primates. Studies in adaptation and variability (ed.: Jay), 7—30, New York.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. 263 S., Chicago.
- HILL, W. C. O. (1966): Primates. Comparative anatomy and taxonomy. Vol. IV: Cercopitheciinae. 757 S., Edinburgh.
- (1968): The genera of Old World Apes and Monkeys. In: Taxonomy and phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man (ed.: Chiarelli), 7—15, Turin.
- HILL, W. C. O., and BERNSTEIN, J. S. (1969): On the morphology, behaviour and systematic status of the Assam Macaque (*Macaca assamensis* MC CLELLAND, 1839). Primates 10, 1—17.
- HOFER, H. (1965): Die morphologische Analyse des Schädels des Menschen. In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 145—226, Stuttgart.
- HOLLIJER, D. A. (1963): Miocene Mammalia of Congo. Ann. Mus. roy. Afr. Centr. 46, 1—77.
- HÜRZELER, J. (1949): Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* GERVAIS. Schweiz. Palaeont. Abh. 66, 1—20.
- (1958): *Oreopithecus bambolii* GERVAIS. Verhandl. Naturf. Ges. Basel 69, 1—48.
- JAY, Ph. (1965): The common Langur of North India. In: Primate Behaviour. Field studies of monkeys and apes (ed.: De Vore), 197—249, New York.
- (1968): Primates. Studies in adaptation and variability. 529 S., New York. (Editor).
- JOLLY, C. J. (1964): The origins and specializations of the baboons. Ph. D. Thesis, University London (unveröffentlicht).
- (1966): Introduction to the Cercopithecoidea with notes on their use as laboratory animals. In: Symp. Zool. Soc. London 17, 427—457.
- (1967): The evolution of the baboons. In: The baboon in medical research, vol. II, (ed.: Vagtborg), 23—50, Austin.
- KÄLIN, J. (1962): Über *Moeripithecus markgrafi* SCHLOSSER und die phyletischen Vorstufen der Bilophodontie der Cercopithecoidea. Bibliotheca primat. 1, 32—42.
- KOENIGSWALD, G. H. R. v. (1968): Die Geschichte des Menschen (2. Aufl.). Verständl. Wissensch. Nr. 74, 160 S., Berlin.
- (1969): Miocene Cercopithecoidea and Oreopithecoidea from the Miocene of East Africa. In: Fossil Vertebrates of Africa, vol. I, (ed.: Leakey), 39—51, London.
- KOSSWIG, C. (1967): Tethys and its relation to the peri-mediterranean faunas of fresh-water fishes. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 313—324, London.
- KUHN, H. J. (1964): Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen (Colobinae). Folia primat. 2, 193—221.
- (1967): Zur Systematik der Cercopitheciidae. In: Neue Ergebnisse der Primatologie (eds.: Starck, Schneider und Kuhn), 25—46, Stuttgart.
- KURTEN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. 317 S., London.
- LEAKEY, L. S. B. (1943): Notes on *Simopithecus oswaldi* ANDREWS from the type site. J. East Afr. Nat. Hist. Soc. 17, 39—44.
- (1967): Notes on the mammalian faunas from the Miocene and Pleistocene of East Africa. In: Background to evolution in Africa (eds.: Bishop and Clark), 7—29, Chicago.
- LEAKEY, L. S. B., and WHITWORTH, T. (1958): Notes on the genus *Simopithecus* with description of a new species from Oldvai. Coryndon Memorial Museum Occasional Papers, No. 6, 1—14, Cambridge.
- LEAKEY, R. E. F. (1969): New Cercopithecoidea from the Chemeron Beds of Lake Baringo, Kenya. In: Fossil Vertebrates of Africa, vol. I, (ed.: Leakey), 53—69, London.
- LE GROS CLARK, W. E., and LEAKEY, L. S. B. (1951): The miocene Hominoidea of East Africa. Fossil Mammals of Africa 1, 1—117, London.
- MAC INNES, D. G. (1943): Notes on the East African Miocene Primates. J. East Afr. Nat. Hist. Soc. 17, 141—181.

- MAIER, W. (im Druck): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen an der Vorderextremität von *Theropithecus gelada* (RÜPPELL, 1835). Dissertation Frankfurt a. M., 352 S.
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. 797 S., Cambridge.
- MAYR, E., LINSLEY, E. G., and USINGER, R. L. (1953): Methods and principles of systematic zoology. 336 S., London.
- NAPIER, J. R., and NAPIER, P. H. (1967): A handbook of living primates. 456 S., London.
- PEABODY, F. E. (1954): Traverines and cave deposits of the Kaap Escarpment of South Africa, and the type locality of *Australopithecus africanus* DART. Bull. Geol. Soc. Amer. **65**, 671—705.
- POCOCK, R. I. (1925): The external characters of the catarrhine monkeys and apes. Proc. Zool. Soc. London, 1479—1579.
- (1939): The fauna of British India including Ceylon and Burma. Mammalia, I and II, London.
- REMANE, A. (1960): Zähne und Gebiß. In: Primatologia III, 2, (eds.: Hofer, Schultz und Starck), 637—846, Basel.
- (1961): Probleme der Systematik der Primaten. Z. wiss. Zool., **165**, 1—34.
- (1965): Die Geschichte der Menschenaffen. In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 249—309, Stuttgart.
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. (3. ed.) 468 S., Chicago.
- ROTH, W. T. (1965): The taxonomy of the baboon and its position in the order of primates. In: The baboon in medical research, vol. I, (ed.: Vagtborg), 3—16, Austin.
- SAVAGE, R. J. G. (1967): Early miocene mammal faunas of the Tethyan Region. In: Aspects of Tethyan Biogeography (eds.: Adams and Ager), 247—280, London.
- SCHLOSSER, M. (1911): Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österreich-Ungarns **24**, 51—167.
- (1924): Fossil primates from China. Palaeont. sinica, (C) **1**, 1—16.
- SCHULTZ, A. H. (1969): The life of primates. 281 S., London.
- SIMONS, E. L. (1959): An anthropoid frontal bone from the Fayum Oligocene of Egypt: the oldest skull fragment of a higher primate. Amer. Mus. Novitates **1976**, 1—16.
- (1963): A critical reappraisal of tertiary primates. In: Evolutionary and genetic biology of primates (ed.: Buettner-Janusch), vol. I, 65—129, London.
- (1964): The early relatives of man. Scientific American (reprint), 1—14, San Francisco.
- (1967): The earliest apes. Scientific American **217**, 28—35.
- (1968): Some fallacies in the study of hominid phylogeny. In: Perspectives on human evolution, vol. I, (eds.: Washburn and Jay), 18—40, New York.
- SIMONS, E. L., and PILBEAM, D. R. (1965): Preliminary revision of Dryopithecinae (Pongidae, Anthropeoidea). Folia primat. **3**, 1—70.
- SIMPSON, G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. 247 S., New York.
- (1962): Primate taxonomy and recent studies of nonhuman primates. Ann. New York Acad. Sciences **102**, 497—513.
- (1965): The geography of evolution. Collected essays. 249 S., Philadelphia.
- SINGER, R. (1962): *Simopithecus* from Hopefield, South Africa. Bibliotheca primat. **1**, 43—70.
- STARCK, D. (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Menschliche Abstammungslehre (ed.: Heberer), 103—144, Stuttgart.
- TAPPEN, N. C. (1960): Problems of distribution and adaptation of the african monkeys. Current Anthropol. **1**, 91—120.
- THENIUS, E. (1957): Zur Phylogenie der Feliden (Carnivora, Mamm.). Z. zool. Syst. Evolutionsforschung **5**, 129—143.
- ULLRICH, W. (1961): Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* THOMAS 1885). Der Zool. Garten, **25**, 305—268.
- VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. (1967): Upper Pleistocene and Holocene stratigraphy and ecology on the basis of vegetation changes in sub-saharan Africa. In: Background to evolution in Afrika (eds.: Bishop and Clark), 125—147, Chicago.
- VERHEYEN, W. N.: Contribution a la craniologie comparée des primates. Les genres Colobus ILLIGER 1811 et Cercopithecus LINNE 1758. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren **105**, 1—255, (1962).
- VOGEL, C. (1966): Morphologische Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten. Bibliotheca primat. **4**, 1—226, Basel.
- WAGNER, G. (1960): Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte. (3. Aufl.), Öhringen.
- WELSCH, U. (1967): Die Altersveränderungen des Primatengebisses. Morph. Jahrb. **110**, 1—188.
- WHITWORTH, T. (1958): Miocene ruminants of East Africa. Fossil Mammals of Africa **15**, 1—50, London.
- WICKLER, W. (1967): Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among primates. In: Primate Ethology (ed.: Morris) 69—147, London.

ZAPFE, H. (1960): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March. Schweiz. Palaeont. Abh. 78, 1—293.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. WOLFGANG MAIER, Dr. Senckenbergische Anatomie, 6 Frankfurt, Ludwig-Rehn-Str. 14

## Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868

VON DIETER KRUSKA<sup>1</sup>

*Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover*

*Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs*

*Eingang des Ms. 20. 3. 1970*

### I. Einleitung

Die Ordnung Artiodactyla Owen, 1848 stellt phylogenetisch und systematisch eine weitgehend einheitliche Gruppe dar, deren Vertreter durch charakteristischen Fußbau anatomisch gekennzeichnet sind. Ihre Formenfülle ist vom Eozän bis heute belegt (THENIUS und HOFER 1960). Gebiß- und Organbesonderheiten der Paarhuferspezies haben früher zu einer systematischen Zweiteilung in primitivere, nichtwiederkäuende und abgeleitete, wiederkäuende Formengruppen geführt, die heute nicht mehr als gültig angesehen wird. Durch Fossilfunde und vergleichende Anatomie ist belegt, daß die Fähigkeit des Wiederkäuens innerhalb der zweiten Formengruppe mindestens zweimal unabhängig voneinander entstand. So gilt heute eine systematische Zusammenfassung sämtlicher Paarhuferspezies in die drei Unterordnungen: Nonruminantia Scopoli, 1777 — Tylopoda Illiger, 1811 — Ruminantia Scopoli, 1777.

Unterschiede in phylogenetischem Alter, Biotop, Lebensweise, Ernährung, Verhalten, etc. haben dazu geführt, daß bei den rezenten Vertretern auch innerhalb kleinerer systematischer Einheiten konservative Formen abgeleiteteren gegenüberstehen. Evolution und Spezialisierung spiegeln sich im Zentralnervensystem wider (STARCK 1962). Deshalb ist eine Untersuchung von Paarhuferspezies interessant. Vergleiche von Gewicht, äußerer Form und Cytoarchitektur der Gehirne und die kritische Bewertung von Merkmalsbesonderheiten können unterschiedliche Evolutionshöhen und verschiedene Spezialisierungen der Hirnträger erhellen. Progression ist durch eine stärkere Entfaltung höherer neuronaler Koordinations- und Assoziationszentren, Spezialisierung durch die spezifischer Funktionssysteme gekennzeichnet. Beide haben eine Vergrößerung des Gehirns, also eine Gewichtszunahme zur Folge. Die Hirngröße ist aber darüber hinaus auch durch die Körpergröße der Tiere bedingt, so daß ein direkter Hirngewichtvergleich unterschiedlich großer Arten miteinander keine schlüssigen Aussagen zuläßt. Mit Hilfe der allometrischen Methode kann die Körpergröße als hirngrößenbedingender Faktor ausgeschlossen werden (vgl. RÖHRS 1966, u. a.). Vergleiche der Hirngrößen nach den ermittelten interspezifischen Beziehungen geben Auskunft über den Grad der Evolution, der Spezialisierung, oder der Summe aus beiden. Dabei wird durch den Grö-

<sup>1</sup> Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

ßenvergleich der Gesamthirne der Grad der Cerebralisation (= Cephalisation) und durch den der Endhirne der Grad der Telencephalisation (STARCK 1962) erfaßt. Da durch beide Größenwerte Spezialisierungen und Evolution ermittelt werden, wird ein Größenvergleich des Neocortex als höchstes Integrations-, Koordinations- und Assoziationszentrum empfohlen, der über den Grad der Neocorticalisation Auskunft gibt. Besonders durch ihn ist die Evolutionshöhe weitgehend getrennt von Spezialisierungseinflüssen zu erforschen (STEPHAN und BAUCHOT 1965).

In diesem Beitrag sollen erste orientierende Betrachtungen über die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen innerhalb der Artiodactylen mitgeteilt werden. Darüber hinaus werden die Gehirne von Suina Gray, 1868 einem morphologischen Vergleich unterzogen. Cytoarchitektonische Untersuchungen sollen später folgen.

## II. Material und Methode

Zur Ermittlung der Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Artiodactylen wurden aus Literatur und eigener Sammlung Wertepaare zusammengestellt (Tab. 1). Die systematische Unterteilung erfolgte nach HALTENORTH (1963). Soweit Allometriegesetzen für Familien berechnet werden konnten, geschah dieses wegen der Vergleichbarkeit nach der Formel für die Regressionsgeraden, die OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) benutzten.

Für die vergleichenden Untersuchungen der Form wurden formolfixierte Suina-Gehirne von dorsal, lateral und ventral fotografiert<sup>2</sup> und gezeichnet (Abb. 5—10). Die Benennung der Großhirnfurchen erfolgte nach FLATAU und JACOBSON (1899). An den Fotografien wurden folgende Maße ermittelt (Abb. 1):

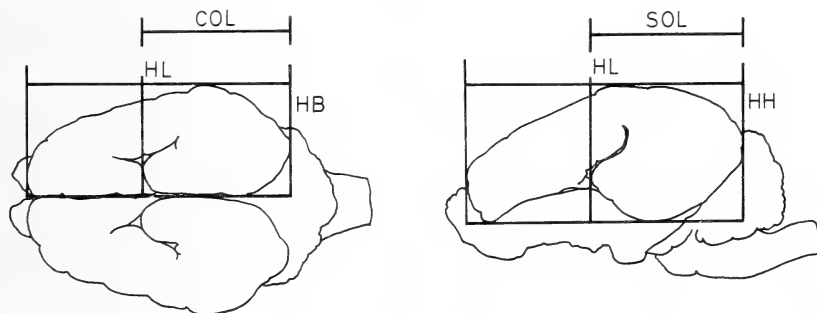


Abb. 1. Maße an den Hemisphären

- |                           |                                 |
|---------------------------|---------------------------------|
| 1. Hemisphärenlänge       | — vom Frontal- zum Occipitalpol |
| 2. Hemisphärenbreite      | — am Ort größter Breite         |
| 3. Hemisphärenhöhe        | — am Ort größter Höhe           |
| 4. Länge Fissura cruciata | — Occipitalpol = COL            |
| 5. Länge Fissura Sylvii   | — Occipitalpol = SOL            |

An den Gehirnen direkt wurde mit einem Wachsfaß die Länge jeder einzelnen Furche ermittelt. Die Einzelwerte wurden zur Gesamtfurchenlänge (GFL), zur Furchenlänge der Hemisphärenvorderregion (VFL) und zur Furchenlänge der Hemisphärenhinterregion (HFL) zusammengefaßt. Beide Regionen werden durch Haupt- und Caudalast der Fissura cruciata und Fissura Sylvii begrenzt. Die Längen der Grenzfurchen sind keiner Region zugezählt. Alle Werte (Tab. 2) gelten für eine Hemisphäre und sind Mittel aus beiden Hirnhälften eines Gehirns. Die Werte wurden im doppelt logarithmischen System zum Formolhirngewicht in Relation gesetzt (Abb. 11—13), da fixierte Hirne unterschiedlich schrumpfen (STEPHAN 1951) und die Maße an fixierten Hirnen genommen wurden. Schließlich sind die Furchenmuster der Hemisphären jeder Gattung von dorsal und lateral vergleichend zusammengestellt (Abb. 14).

<sup>2</sup> Ich danke Herrn Dr. H. SCHLIEMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg für die Überlassung eines *Hylochoerus*-Gehirns und Herrn Dr. W. SCHÖBER, Hirnforschungsinstitut der Karl-Marx-Universität Leipzig für die Überlassung je eines Gehirnes von *Babirussa*, *Potamochoerus* und *Phacochoerus*.

### III. Die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen der Artiodactyla Owen, 1848

Bei vielen Arten engerer Verwandtschaftskreise sind die allometrischen Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht geklärt (HERRE und THIEDE 1965; OBOUSSIER und SCHLIEMANN 1966; RÖHRS 1959, 1961, 1966; SIGMUND 1968; STARCK 1962; STEPHAN 1954; STEPHAN und BAUCHOT 1965; WEIDEMANN 1970). Sie werden durch die Gerade  $\log \text{Hirngewicht} = \log b + a \cdot \log \text{Körpergewicht}$  beschrieben. Dabei wird die Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht durch die Allometrie-konstante  $a$  kennzeichnend erfaßt. Es hat sich bisher gezeigt, daß bei interspezifischen Vergleichen — von denen hier ausgegangen werden muß —  $a$ -Werte von 0,5 bis 0,6, meist 0,56 charakteristisch sind. Unterschiedliche  $b$ -Werte kennzeichnen den Grad der Cephalisation infolge von Evolutions- oder Spezialisierungseinflüssen.

Für die Unterordnung Ruminantia sind Hirn- und Körpergewichte adulter Tiere aus Tab. 1 ersichtlich. OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) konnten an umfangreichem Material für Boviden die „normale“ interspezifische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht bestätigen. Sie haben einen Anstieg der Allometrieraden von  $a = 0,56$  berechnet und konnten auf Grund von Abweichungen einzelner Mittelwerte verschiedene Evolutions- bzw. Spezialisierungsstufen innerhalb der Familie vermuten. In Abb. 2 wurden für die Familie Cervidae die Mittelwerte der Gattungen eingetragen. Eine Berechnung der Regressionsgeraden für alle Mittelwerte ergab einen Anstieg von  $a = 0,54$  bei einer Korrelation von  $r = 0,95$  ( $zw > 0,87 =$  Tabellenwert bei 0,1% Irrtumswahrscheinlichkeit). Eine „normale“ interspezifische allometrische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht gilt demnach auch für Cerviden. Für den Vergleich wurde  $a = 0,56$  benutzt. Die entsprechende Beziehung lautet dann:  $\log \text{Hirngewicht} = 1,3214 + 0,56 \log \text{Körpergewicht}$ . Abb. 2 zeigt, daß für die Gesamtheit der Cerviden ein etwas höheres Evolutionsniveau angenommen werden kann als für Boviden. Die Hirschgattungen *Alces*, *Rangifer*, *Cervus*, *Odocoileus* und *Capreolus* zeigen eine gute Zuordnung zu der Geraden. Dagegen setzen sich die Werte der übrigen drei Gattungen auffallend ab. *Hydropotes* liegt mit seinem Hirngewicht sogar noch unterhalb der Bovidengeraden. Dieser Befund entspricht den palaeontologischen Ergebnissen: „Es erscheint daher angebracht, *Hydropotes* als Vertreter einer eigenen Unterfamilie (Hydropotinae) und zugleich als primitivsten lebenden Cerviden anzusehen.“ (THENIUS und HOFER 1960, S. 238). Der Hirngewichtswert von Muntjak deutet möglicherweise auf eine höhere Evolutionsstufe oder auf abweichende Spezialisierung innerhalb der Cerviden hin. Dasselbe kann von *Mazama* angenommen werden. Für die Muntjakhirsche sind vergleichend anatomisch und palaeontologisch einerseits zahlreiche primitive, andererseits jedoch evoluierte Merkmale aufgezeigt worden. Über das Evolutionsniveau von *Mazama* liegt kein eindeutiger Befund vor (THENIUS und HOFER 1960, S. 234–236).

Für die Familien Giraffidae, Antilocapridae und Tragulidae sind keine interspezifischen Allometrien zu ermitteln, da sie nur durch ein oder zwei Gattungen annähernd gleicher Körpergröße repräsentiert werden. Ein Vergleich mit den Geraden für Boviden und Cerviden ergibt, daß die Gattungen *Giraffa* und *Okapia* auf demselben Evolutionsniveau stehen wie die Mehrzahl der Cerviden. *Antilocapra americana* fällt durch ein höheres Hirngewicht auf. „Das Gehirn ist bei *Tragulus* gegenüber alttertiären Formen nur wenig weiterentwickelt.“ (THENIUS und HOFER 1960, S. 231). Der eingetragene Mittelwert zeigt erneut, daß das Hirngewicht weit unter dem eines gleichschweren Boviden liegt (Abb. 2).

Die Unterordnung Tylopoda wird rezent nur durch die Familie Camelidae vertreten. Hirn- und Körpergewichte von *Vicugna* und *Guanako* sind der Arbeit von HERRE und THIEDE (1965) entnommen (Tab. 1). Die Mittelwerte wurden in Abb. 3 im Vergleich zu der Bovidengeraden eingetragen. Wilde Dromedare sind ausgestorben, und



Tabelle 1

## Hirngewichte (HG) und Körpergewichte (KG) von Artiodactylen

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
Ruminantia			
Tragulina			
Tragulidae			
<i>Tragulus meminna</i>	18,5	2 510	nach WARNCKE 1908
"	18,1	1 973	"
"	17,1	2 150	"
"	17,0	2 020	"
"	15,5	1 845	"
"	17,1	2 368	nach WEBER 1896
<i>Tragulus napu</i>	18,3	2 670	"
<i>Tragulus javanicus</i>	15,9	2 037	"
"	18,9	4 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Tragulus</i> Mittelwert	17,4	2 397	
Pecora			
Cervidae			
<i>Hydropotes inermis</i>	53,0	11 300	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Muntiacus muntjak</i>	122,0	15 300	"
<i>Capreolus capreolus</i>	93,0	16 500	"
"	97,3	14 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	106,0	22 500	"
"	105,0	15 500	Zool. Inst. Hannover
<i>Capreolus</i> Mittelwert	100,3	17 100	
<i>O. (Odocoileus) virginianus</i>	104,0	32 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>O. (Odocoileus) hemionus</i>	200,0	55 000	Zool. Inst. Hannover
<i>O. (Hippocamelus) bisulcus</i>	143,0	42 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>Odocoileus</i> Mittelwert	149,0	43 000	
<i>Mazama (Pudu) pudu</i>	56,0	3 500	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>Alces alces</i>	435,0	200 000	nach WARNCKE 1908
<i>Rangifer tarandus</i>	287,0	105 000	nach ANTHONY 1938
"	265,0	92 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Rangifer</i> Mittelwert	276,0	98 750	
<i>C. (Hyelaphus) porcinus</i>	142,0	30 000	nach WARNCKE 1908
<i>C. (Axis) axis</i>	189,0	35 000	Inst. Haustierkunde Kiel
<i>C. (Sika) nippon</i>	265,0	92 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. (Dama) dama</i>	215,0	56 000	"
<i>C. (Rusa) unicolor</i>	142,0	30 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Roth.	220,0	60 500	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i>	370,0	107 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i>	411,0	125 500	nach WARNCKE 1908
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Wapiti	409,0	200 000	"
<i>C. (Cervus) elaphus</i> — Maral	350,0	170 000	Zool. Inst. Hannover
<i>Cervus</i> Mittelwert	271,3	190 650	
Giraffidae			
<i>Giraffa camelopardalis</i>	680,0	529 000	nach WARNCKE 1908
"	712,0	600 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Giraffa</i> Mittelwert	696,0	564 500	
<i>Okapia johnstoni</i>	501,0	240 000	"
Antilocapridae			
<i>Antilocapra americana</i>	165,0	24 000	Zool. Inst. Hannover

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
Tylopoda			
Camelidae			
<i>Lama vicugna</i>	204,0	49 750	nach HERRE u. THILDE 1965
"	174,0	43 106	"
"	179,0	50 000	"
"	200,0	34 480	"
"	176,0	46 000	"
"	226,0	38 375	"
"	194,0	49 900	"
<i>Lama vicugna</i> Mittelwert	193,0	44 520	
<i>Lama guanacoe</i>	293,0	72 100	"
"	272,0	68 750	"
"	285,0	84 600	"
"	273,0	80 000	"
"	273,0	85 300	"
"	273,0	88 000	"
"	255,0	104 250	"
"	258,0	92 820	"
"	246,0	102 050	"
"	250,0	106 600	"
<i>Lama guanacoe</i> Mittelwert	262,0	88 450	
<i>Lama guanacoe</i> f. glama	211,0	82 000	"
"	214,0	54 000	"
"	211,0	60 000	"
"	221,0	83 000	"
"	197,0	103 000	"
<i>Lama guanacoe</i> f. g. Mittelw.	211,0	76 400	
<i>Lama guanacoe</i> f. pakos	167,0	47 000	"
"	209,0	62 000	"
"	187,0	52 000	"
"	198,0	63 000	"
"	189,0	50 000	"
"	189,0	59 000	"
"	187,0	59 000	"
<i>Lama guanacoe</i> f. p. Mittelw.	189,0	56 000	
<i>Camelus ferus</i> f. dromedarius	650,0	525 000	Zool. Inst. Hannover
"	445,0	450 000	"
"	526,0	459 000	nach ANTHONY 1938
"	703,0	430 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. ferus</i> f. drom. Mittelwert	581,0	466 000	
<i>Camelus ferus</i> f. bactrianus	635,0	780 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	576,0	400 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>C. ferus</i> f. bact. Mittelwert	606,0	590 000	
Nonruminantia			
Suina			
Suidae			
<i>Sus scrofa</i>	178,0	56 000	nach COUNT 1947
"	162,0	65 000	Inst. Haustierkunde Kiel
"	188,0	61 000	nach STEPHAN 1951
"	172,0	60 000	"
"	191,0	52 000	"
"	189,5	72 600	Zool. Inst. Hannover
"	158,4	63 250	"

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Art	HG (g)	KG (g)	Herkunft
<i>Sus scrofa</i>	193,7	58 300	Zool. Inst. Hannover
"	186,5	88 000	"
"	160,2	55 000	"
"	187,5	82 500	"
"	204,0	110 000	"
"	181,5	66 000	"
<i>Sus scrofa</i> Mittelwert	181,0	68 400	
<i>Potamochoerus porcus</i>	138,0	75 000 <sup>1</sup>	"
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	140,0	200 000 <sup>1</sup>	"
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	132,5	67 000	nach BRUMMELKAMP 1937
"	125,0	65 320	nach CRILE et al. 1940
"	135,0	75 000	Zool. Inst. Hannover
"	134,4	67 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Phacochoerus</i> Mittelwert	131,7	68 700	
<i>Babirussa babyrussa</i>	127,0	78 000	Zool. Inst. Hannover
Tayassuidae			
<i>Tayassu tajacu</i>	101,0	19 620	nach HRDLICKA 1905
"	123,5	29 000	nach CRILE et al. 1940
"	97,0	26 000	Zool. Inst. Hannover
"	101,0	23 500	nach MANGOLD-WIRZ 1966
<i>Tayassu</i> Mittelwert	105,6	24 500	
Ancodonta			
Hippopotamidae			
<i>Hippopotamus amphibius</i>	556,0	2 188 000	nach MANGOLD-WIRZ 1966
"	582,0	1 750 000	nach BONIN 1937
<i>Hippopotamus</i> Mittelwert	569,0	1 969 000	
<i>Choeropsis liberiensis</i>	215,0	81 000	Zool. Inst. Hannover

<sup>1</sup> Mittleres Körpergewicht der Art nach MOHR 1960.

Gehirn- und Körpergewichte von Wildkamelen sind kaum zu erwarten, da auch diese Art nur noch in geringer Individuenzahl vorkommt. Dennoch ist auch für Cameliden eine grobe Abschätzung der Hirn-Körpergewichtsbeziehung möglich. GORGAS (1966) konnte durch Schädelmessungen für Trampeltiere eine Hirnreduktion gegenüber Wildkamelen nachweisen. Die Reduktionen der Gesamthirne domestizierter Tiere gegenüber den Wildformen können bei verschiedenen Arten erheblich schwanken (HERRE und RÖHRS 1970). Das kann auf Domestikationsdauer, artspezifische Eigenheiten und Art und Weise der Domestikation zurückgeführt werden (KRUSKA 1970). Lama und Alpaka, sowie Trampeltier und Dromedar haben als Haustiere alter Kulturen etwa gleiche Zeit in der Domestikation gelebt. Artspezifische Eigenheiten dürften auch hier keine erheblichen Reduktionsunterschiede in der Domestikation erbringen, da die drei Wildformen in der Familie Camelidae systematisch-phylogenetisch gleiche Stellung haben. Wenn wir ferner die Art und Weise der Domestikation betrachten, so zeigen die Untersuchungen von HERRE und THIEDE (1965) für den Wolllieferanten Alpaka etwas stärkere Reduktionswerte gegenüber der Wildform Guanako als für das Tragtier Lama. Da für Dromedar und Trampeltier als Reit- und Lastenhaustiere ähnlich starke Reduktionen angenommen werden können wie für Lama, erscheint die Berechnung einer interspezifischen Allometrie geraden für die drei Hausformen gerechtfertigt. Die Hirn- und Körpergewichte sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Aus den Mittelwerten ergibt sich für

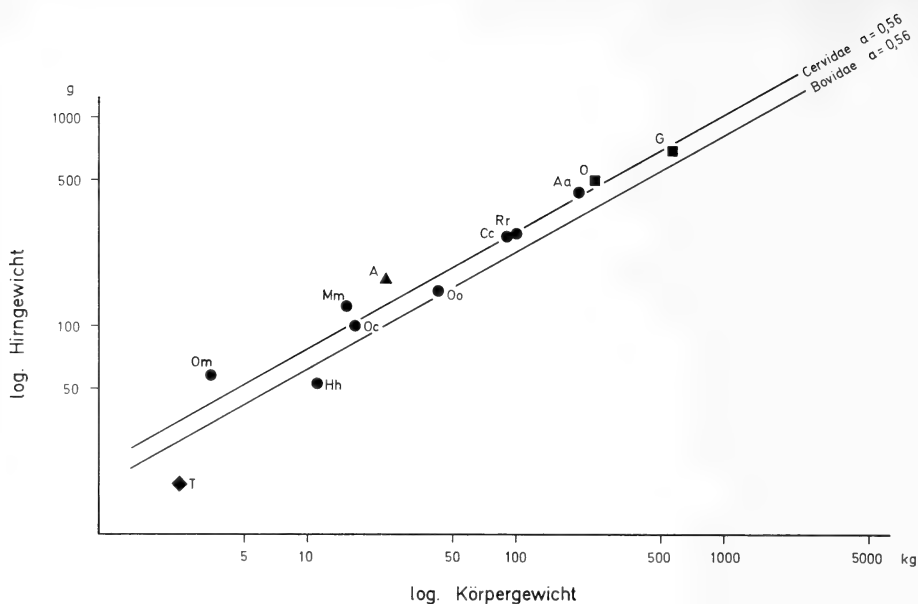


Abb. 2. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Ruminantia.

- ◆ Tragulidae: T — *Tragulus*
- Cervidae: Hh — *Hydropotes*, Mm — *Muntiacus*, Oc — *Capreolus*, Oo — *Odocoileus*, Om — *Mazama*, Aa — *Alces*, Rr — *Rangifer*, Cc — *Cervus*
- Giraffidae: G — *Giraffa*, O — *Okapia*
- ▲ Antilocapridae: A — *Antilocapra*

den Anstieg der Regressionsgeraden  $a = 0,53$ . Auch für Cameliden kann somit eine „normale“ interspezifische Abhängigkeit von Hirn- und Körpergewicht angenommen werden. Eine Parallele zu der Bovidengeraden durch die Wildtierwerte ergibt:  $\log \text{Hirngewicht} = 1,3371 + 0,56 \log \text{Körpergewicht}$ . Ein Vergleich des b-Wertes mit dem der Cervidengeraden zeigt, daß Tylopoden und Cerviden dem gleichen Evolutionsniveau angehören.

In der Unterordnung Nonruminantia werden die drei Familien Suidae, Tayassuidae und Hippopotamidae zusammengefaßt (Daten über Hirn- und Körpergewichte Tab. 1). Da Tayassuiden nur durch eine Gattung vertreten werden, und da ferner die fünf Gattungen der Suidae etwa gleiche Körpergrößen haben, sind Berechnungen interspezifischer Allometrien für diese Familien nicht möglich. Dagegen zeigen die beiden Gattungen der Hippopotamidae große Unterschiede im Körpergewicht. Sie sind aber in ihrer Lebensweise durch verschiedene Spezialisierungen so unterschiedlich (THENIUS und HOFER 1960), daß auch hier eine Berechnung nicht angebracht ist. Es wird daher vorgezogen auch für Nichtwiederkäuer eine typisch „normale“ interspezifische Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht anzunehmen, und die Lage der Mittelwerte mit der Bovidengeraden zu vergleichen (Abb. 4). So zeigen sich sofort drei unterschiedliche Niveaus. *Tayassu*, *Sus* und *Choeropsis* entsprechen in ihrem Hirngewicht den Boviden. *Phacochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* zeigen mit ca. 30% weniger Hirngewicht eine tiefere Evolutionsstufe oder abweichende Spezialisierung an. Ein Vergleich mit Abb. 2 ergibt, daß dieses Niveau ungefähr dem der Tragulidae ent-

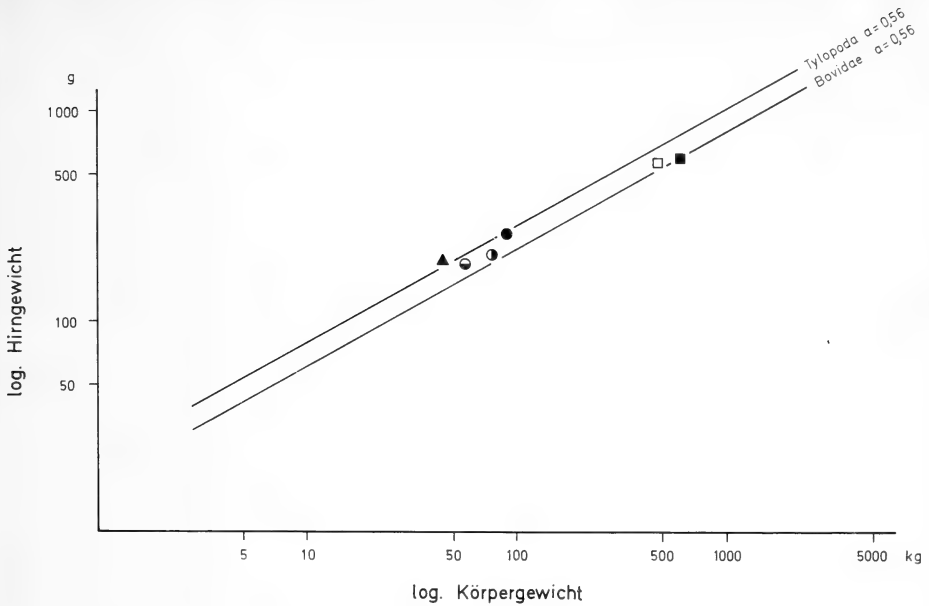


Abb. 3. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Tylopoda

- |                                 |                                       |
|---------------------------------|---------------------------------------|
| ▲ <i>Lama vicugna</i>           | ●◐ <i>Lama guanacoe</i> f. pakos      |
| ● <i>Lama guanacoe</i>          | □ <i>Camelus ferus</i> f. dromedarius |
| ◐ <i>Lama guanacoe</i> f. glama | ■ <i>Camelus ferus</i> f. bactrianus  |

spricht (ca. 36% weniger Hirngewicht als Boviden). Durch auffallend kleine Hirngewichte heben sich *Hylochoerus* und *Hippopotamus* ab. Riesenwaldschweine haben ca. 58%, Flußpferde ca. 52% weniger Gesamthirn als gleichschwere Boviden und damit die geringsten Hirngewichte innerhalb der Ordnung Artiodactyla. Möglicherweise sind sie am wenigsten evoluiert.

Zusammenfassend kann durch diesen groben Vergleich bestätigt werden, daß die Nonruminantia als primitivste Paarhufer angesehen werden dürfen. Die Ruminantia und Tylopoda stehen ihnen — insgesamt auf ungefähr gleicher Stufe — als fortschrittlichere Gruppe gegenüber. Genauere Untersuchungen an umfangreicherem Material, sowie cytoarchitektonische Vertiefung müssen folgen, um exakte Aussagen über Evolution und Spezialisierung zu ermöglichen.

#### IV. Morphologische Beschreibung und Vergleich der Gehirne in der Teilordnung Suina Gray, 1868

Gehirne verschiedener Tierarten haben zumeist verschiedene Gestalt. Die Proportionen der großen Gehirnabschnitte gleichen sich nicht, und auch die Endhirnform kann unterschiedlich ausgebildet sein. Die Gestaltbesonderheiten sind vielfach nicht eindeutig zu bewerten. Sie können durch unterschiedliche Einflüsse bestimmt werden. Für eine vergleichende Betrachtung der Gehirne größerer Tiere ist die Furchung der Großhirnhemisphären von Bedeutung. Die Ausbildung des Neocortex gegenüber dem

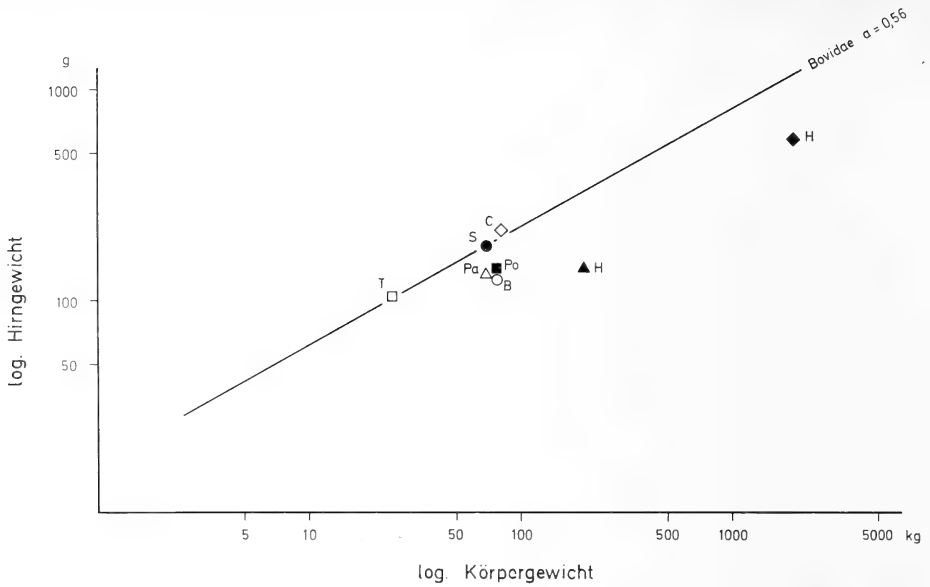


Abb. 4. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Nonruminantia

- |   |                                     |
|---|-------------------------------------|
| ● S — <i>Sus scrofa</i>                 | ○ B — <i>Babirussa babyrussa</i>    |
| ■ Po — <i>Potamochoerus porcus</i>      | □ T — <i>Tayassu tajacu</i>         |
| ▲ H — <i>Hylochoerus meinertzhageni</i> | ◆ H — <i>Hippopotamus amphibius</i> |
| △ Pa — <i>Phacochoerus aethiopicus</i>  | ◇ C — <i>Choeropsis liberiensis</i> |

Palaeocortex wird an der Lage der Fissura rhinalis (= palaeoneocorticale Grenzfurche) äußerlich sichtbar. Ein Gehirn mit flachen Hemisphären und hohem palaeocorticalem Anteil ist gegenüber einem anderen mit aufgewölbtem Neocortex als primitiver anzusehen. Desgleichen ist bekannt, daß primitive Säuger ein furchenarmes, evoluierte Formen ein furchenreiches Endhirn besitzen (STARCK 1954). In der Furchung spiegelt sich aber nicht nur die Evolutionshöhe wider, sondern auch die Hirngröße wirkt sich in ihr aus. Allgemein sind innerhalb engerer Verwandtschaft und gleicher Ranghöhe größere Hirne stärker gefurcht. Damit sind sie aber nicht evoluiertes als lissencephale Hirne kleinerer Tiere. Im Folgenden sollen die Gehirne von Suiden und Tayassuiden vergleichend betrachtet werden. Die Formbesonderheiten werden durch Maße belegt. Besonders die Unterschiede in Form und Furchung der Hemisphären sollen auf ihren Ausgagewert bezüglich Evolution und Spezialisierung geprüft werden. Die Frage nach der Homologie bestimmter Furchen auf den Hemisphären systematisch entfernter Tiergruppen soll hier unerörtert bleiben. STEPHAN (1951) hat die cytoarchitektonische Struktur von Wild- und Hausschweingehirnen untersucht. Er stellte die Abhängigkeit bestimmter Areale von Hauptfurchen fest, nennt aber auch Felder, die sich über Fissuren hinaus ausdehnen. Das Schema der Neocortexfelderung von STEPHAN wurde dem zwischenartigen Regionenvergleich zugrunde gelegt. Damit werden die Hauptfurchen innerhalb der Suina als homologe Bildungen angesehen. Nebenfurchen sollen mit STARCK (1954) als Ausdruck stärkerer Entwicklung in den betreffenden Gebieten beurteilt werden.

## a. Beschreibung der Suina-Gehirne

Familie: Suidae Gray, 1821

1. *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904 (Abb. 5)

Das Gehirn von *Hylochoerus* zeigt von dorsal und ventral betrachtet eiförmige Gestalt. Die Großhirnhemisphären nehmen von frontal nach caudal an Breite zu, bis sie etwa im hinteren Drittel ihre maximale Ausladung erreichen. Caudal sind sie durch die Occipitalpole begrenzt. Diese überlagern das Kleinhirn nur zu einem geringen Teil. Durch die Lateralansicht wird eine gestreckte Hirngestalt deutlich. Die Großhirnhemi-

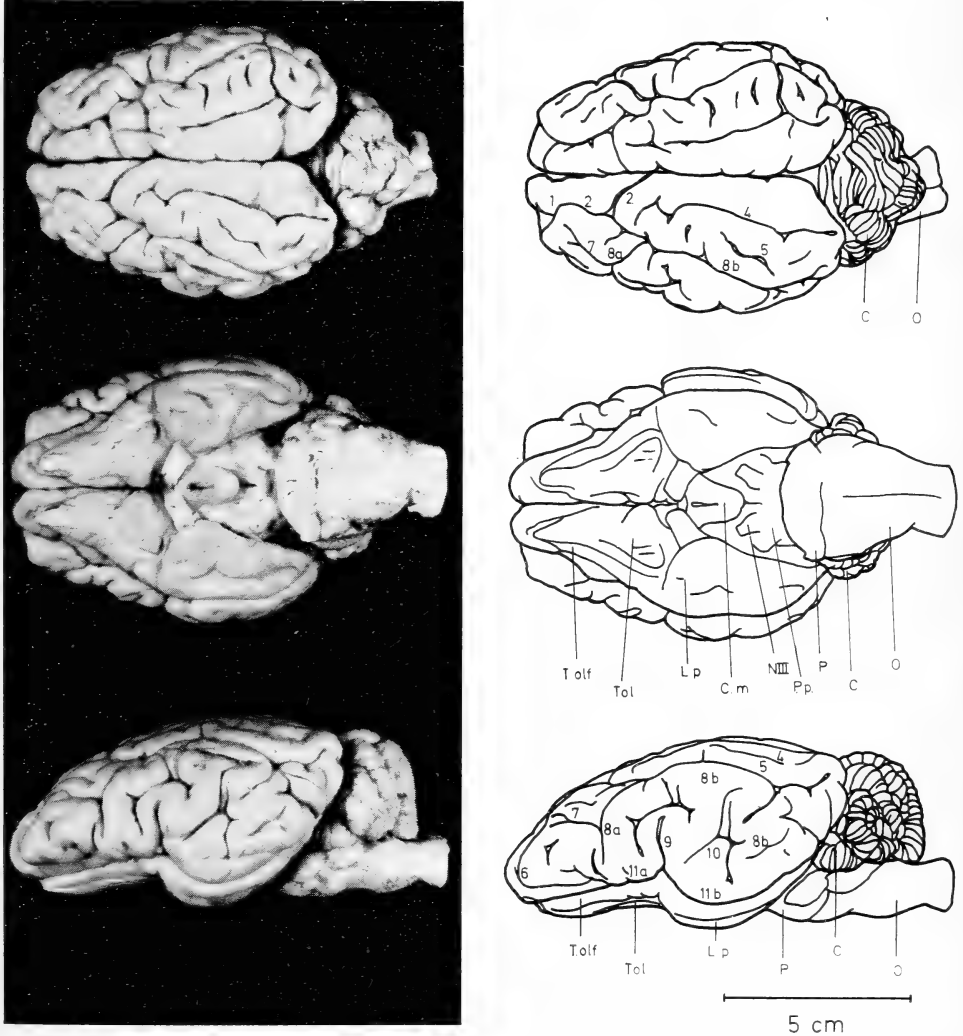


Abb. 5. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Hylochoerus meinertzhageni*. C. — Kleinhirn, C. m. — Corpora mammillaria, L. p. — Lobus piriformis, N III — Nervus oculomotorius, O — Medulla oblongata, P — Pons, P. p. — Pes pedunculus, Tol — Tuberculum olfactorium, T. olf — Tractus olfactorius; Furchenbezeichnungen im Text

sphären ragen in ihrer Höhe nicht über die des Cerebellum hinaus. Dieses bleibt auch von lateral gesehen zum größten Teil sichtbar. Innerhalb des Endhirnes wird das Palaeopallium im gesamten Bereich nur wenig sichtbar. Seine starke Überlappung durch das Neopallium wird an der tiefen Lage der Fissura rhinalis (11) deutlich. Die Endhirnhemisphären sind stark gefurcht. Ausgehend von einem Furchenmustergrundtyp bei *Babirusa* (vgl. unten), können für Riesenwaldschweinhemisphären einige Abwandlungen festgestellt werden:

Die Fissura coronalis (1) „zerschneidet“ nicht die mediane Hemisphärenkante, sondern konfluiert mit dem Vorderramus der Fissura cruciata (2). Möglicherweise ist das auf eine Verkleinerung frontaler Hemisphärenbereiche zurückzuführen. Im caudalen Bereich bleibt die Fissura entolateralis (3) auf der Medianfläche des Neopallium liegen. Sie ist von dorsal nicht sichtbar. Die Fissura praesylyvia (6) erscheint verlängert, und die Fissura diagonalis (7) läßt eine ventrale Fortsetzung über die Fissura suprasylvia anterior (8a) hinaus vermissen. Die große Bogenfurche (8) hat als anterior keinen gestreckten Verlauf und löst sich als posterior in Bruchstücke auf. Letzteres wird als individuelle Abweichung gedeutet. Die Fissura Sylvii (9) bleibt kurz. Zusätzlich erscheint eine Furche zwischen Fissura Sylvii und Fissura suprasylvia, die auf eine Oberflächenvergrößerung des Temporallobus hindeutet. Zusammenfassend wird das Gehirn von *Hylochoerus meinertzhageni* durch folgende Merkmale charakterisiert: Gestreckte Gesamtgestalt; gleiche Höhe von Cerebellum und Endhirn; geringe Überlappung des Kleinhirns durch die Großhirnhemisphären; Furchenreichtum und -vielfalt; starke Überlappung des Palaeopallium durch den Neocortex. Eigenmerkmale im Furchenmuster deuten auf Verkleinerung der Frontalregion und Vergrößerung der Occipital-, sowie der Temporalregion.

## 2 *Babirusa babirusa* Linné, 1758 (Abb. 6)

Das Gehirn des Hirschebers macht insgesamt einen primitiven Eindruck. Dorsal- und Ventralansicht zeigen eine längliche, eiförmige Gestalt. Die großen Bulbi olfactorii werden unter den Großhirnhemisphären sichtbar. Die Occipitalpole der Hirnhälften liegen in Höhe der lateralen Kleinhirnbegrenzung. Sie überlagern das Cerebellum nicht. Besonders deutlich zeigt die Lateralansicht die gestreckte Gestalt des Gehirns. Das Neopallium bleibt auf gleicher Höhe mit dem Kleinhirn und überlappt es nicht. Die relativ hohe Lage der Fissura rhinalis läßt einen großen Anteil Palaeopallium erkennen. Im frontalen Bereich, etwa in Höhe der Fissura coronalis, ist die Höhe des Neocortex der des Rhinencephalon gleich. Die Furchung der Endhirnhemisphären ist relativ gering, aber deutlich und einfach. Ihr Muster kann als Grundtyp für alle Suiden gelten und soll deshalb hier kurz beschrieben werden: Die Fissura coronalis (1) beginnt auf der medio-dorsalen Hemisphärenkante. Sie „durchschneidet“ diese flach, ziemlich weit vom Frontalpol entfernt und kurz vor der Fissura cruciata (2). Hauptsächlich parallel zum Medianspalt läuft sie auf den Frontalpol zu. Bevor sie diesen jedoch erreicht, sendet sie einen kurzen Ramus in seine Richtung und biegt selbst nach lateral ab. Sie beschreibt einen kleinen Bogen und endet auf der Frontalfläche hinter dem Bulbus olfactorius. Die Fissura cruciata (2) „zerschneidet“ ebenfalls nur flach die mediodorsale Hemisphärenkante. Der Hauptast beschreibt einen langen, flachen Bogen und teilt sich dann in einen Rostral- und einen Caudalramus. Beide Rami bilden fast eine Gerade. Ersterer endet ungegabelt, letzterer konfluiert mit dem Ramus superior der Fissura suprasylvia posterior (8b). Die Fissura entolateralis (3) ist von dorsal sichtbar. Sie liegt zwischen Hemisphärenkante und Fissura lateralis (4). Diese beginnt hinter dem Mittelpunkt des Crucyata-Hauptastes und zieht mehr oder weniger geradlinig auf den Occipitalpol zu. Sie ist sehr lang und ungegabelt. Die Fissura ectolateralis (5) ist nur im hinteren Bereich als durchgehende Furche zu erkennen. Nach vorn weisen kurze, flache Eindrücke auf



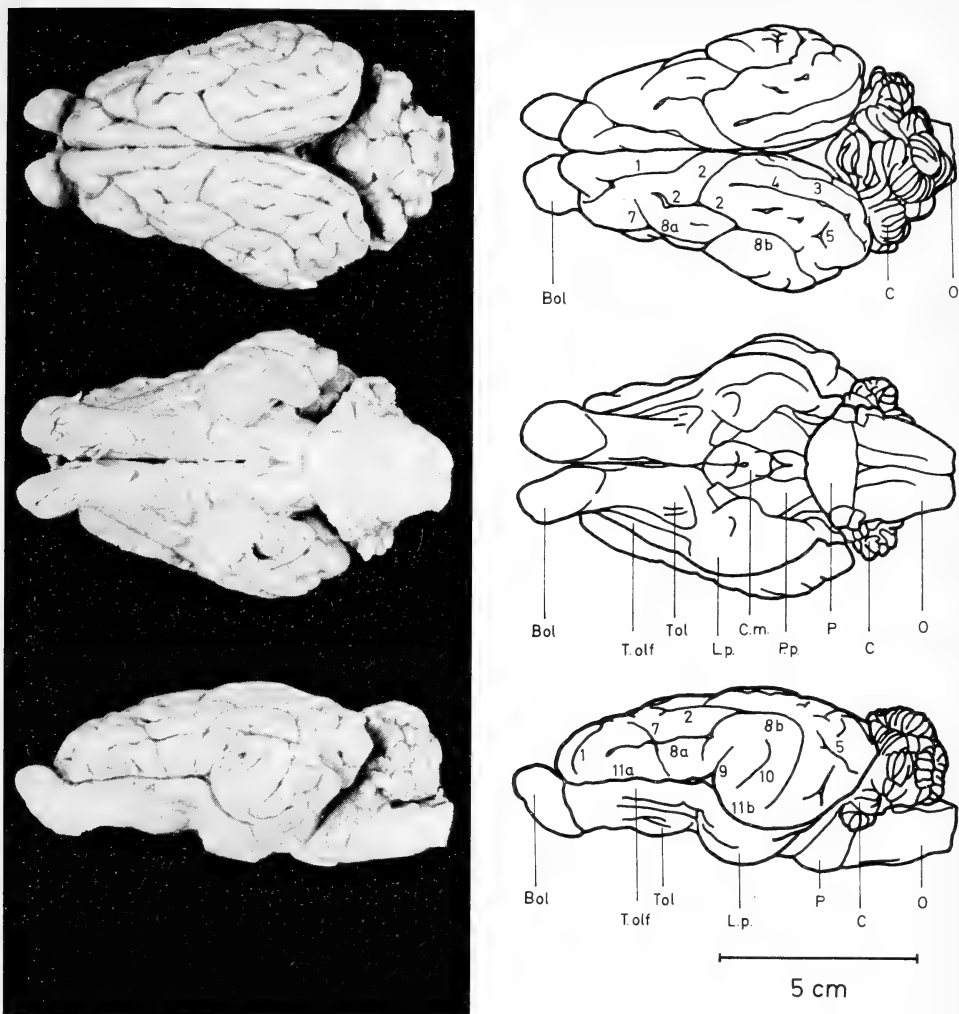


Abb. 6. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Babirusa babyrussa*. Abk. wie in Abb. 5; Bol — Bulbus olfactorius; Furchenbezeichnungen im Text

ihre Fortsetzung hin. Die Fissura praesylyvia (6) liegt auf der Frontalfläche der Hemisphäre und ist entsprechend der geringen vorderen Hemisphärenaufwölbung nur kurz. Die Fissura diagonalis (7) ist eine geradlinige Furche im vorderen Bereich der Hirnhälfte. Sie schneidet die Fissura suprasylvia anterior (8 a) und wird selbst von dieser in der Länge halbiert. Die Fissura suprasylvia (8) zeigt einen einfachen Bau. Sie kann in die geradlinige Fissura suprasylvia anterior (8 a) und die bogenförmige Fissura suprasylvia posterior (8 b) unterteilt werden. Beide spiegeln die Form der Hemisphärenlappen wider. Der hintere Teil gibt nach dorsal den Ramus superior ab, welcher mit der Crucata konfluiert. Sonst sind keine Rami vorhanden. Die Fissura Sylvii (9) ist kurz, geradlinig und am oberen Ende gegabelt. Über die Insula mündet sie in die Fissura rhinalis (11) ein. Die Inselregion ist nur klein und läßt den tiefer gelegenen Gyrus kaum erkennen. Sie teilt die Hemisphäre in zwei gleichlange Hälften. Die Fissura ectosylvia (10) liegt zwischen Fissura Sylvii und Fissura suprasylvia posterior. Sie

beschreibt einen leichten, nach vorn geöffneten Bogen und ist relativ lang. Die Fissura rhinalis (= palaeoneocorticale Grenzfurche) verläuft als anterior (11 a) geradlinig und beschreibt als posterior (11 b) einen Bogen nach ventral. Der caudale Hemisphärenanteil gewinnt so gegenüber dem frontalen an Höhe. Nebenfurchen sind auf den Hirnhälften von *Babirussa* kaum ausgebildet.

Zusammenfassend wird das Gehirn des Hirschebers durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Flache und schmale Hemisphären; große Bulbi olfactorii; hohes Stammhirn; relativ hohes Cerebellum; einfaches Furchenmuster mit geringer Furchentiefe.

### 3. *Phacochoerus aethiopicus* Pallas, 1767 (Abb. 7)

Warzenschweingehirne sind gestaucht und aufgewölbt. Dorsal- und Ventralansicht zeigen ovale, eiförmige Hemisphären, die sich von abgerundeten Frontalpolen gleichmäßig nach caudal verbreitern. Die Occipitalpole sind über das Kleinhirn ausgezogen. Der Medianspalt bleibt weitgehend geschlossen und öffnet sich nur über dem Cerebellum. Die Hemisphären scheinen gegenüber denen von *Babirussa* im hinteren Bereich nach median ausgedehnt. Die Größe der Bulbi olfactorii kann nicht beurteilt werden, da sie zerstört sind. Das Cerebellum scheint von dorsal gesehen klein. Die Lateralansicht zeigt ein konvex aufgewölbttes Gehirn, dessen Hemisphären das Kleinhirn an Höhe überragen. Die Fissura rhinalis liegt hoch und läßt große Teile des Palaeopallium sichtbar. Dieses trifft auch für den hinteren Endhirnbereich zu. Die caudale Palaeopalliumhöhe ist größer als die vordere, da die Fissura rhinalis posterior nicht so stark nach ventral ausgebuchtet ist wie bei *Babirussa*. Das Warzenschweingehirn zeigt eine großflächige, längliche Insula, wie sie bei Vertretern der Suina sonst nicht mehr beobachtet wurde. Das deutet auf geringere Ausbildung temporaler Neocortexbereiche hin. Das Furchenmuster weicht vom Grundtyp bei *Babirussa* erheblich ab. Die Fissura coronalis (1) ist kurz, und die Fissura cruciata (2) ist in ihrer Lage auf der Hemisphäre nach frontal verschoben. Der dorsal sichtbare occipitale Hemisphärenbereich zwischen Fissura cruciata (2), Fissura suprasylvia posterior (8 b), occipitaler und medianer Hemisphärenbegrenzung ist erheblich vergrößert und z. T. durch neu auftretende Fissuren stärker gefurcht.

Zusammenfassend gelten folgende Merkmale: Gestauchte allgemeine Form; caudal ausladende, aber wenig hohe Hemisphären; geringe Ausbildung der Hemisphärenvorderregion rostral der Fissura cruciata; stärkere Ausbildung der occipitalen Hemisphärenregion; größere hintere Stammhirnhöhe; Abknickung der Medulla oblongata und des Cerebellum und damit verbunden starke Überlappung des Kleinhirns durch die Hemisphären; primitive längliche Inselregion.

### 4. *Potamochoerus porcus* Linné, 1758 (Abb. 8)

Auch das Gehirn von *Potamochoerus* hat eine längliche, ovale Gestalt. Von dorsal und ventral gesehen sind die Hemisphären vorn schlank, hinten ausladender. Die Bulbi olfactorii werden von den Hirnhälften stark überlagert, das Kleinhirn bleibt zum größten Teil sichtbar. Die Lateralansicht zeigt ein Gehirn mit caudal stark aufgewölbtten Hemisphären. Die palaeoneocorticale Grenzfurche liegt relativ tief. Das trifft besonders für die Fissura rhinalis posterior zu. Der Neocortex überragt die Höhe des Kleinhirns. Das Furchenmuster ist durch folgende Merkmale zu kennzeichnen: Die Fissura coronalis (1) ist kurz und von ähnlicher Gestalt wie bei *Phacochoerus*. Die Fissura cruciata (2) liegt wie bei *Babirussa* weit hinten, erreicht aber keine große Länge. Die Fissura entolateralis (3) ist von dorsal unsichtbar, und die Fissura lateralis (4) ist relativ kurz. Die Fissura suprasylvia zeigt als anterior (8 a) Windungen und als posterior (8 b) keinen Bogen, sondern eine Abflachung. Die Fissura ectosylvia (10) ist in zwei Bruchstücken

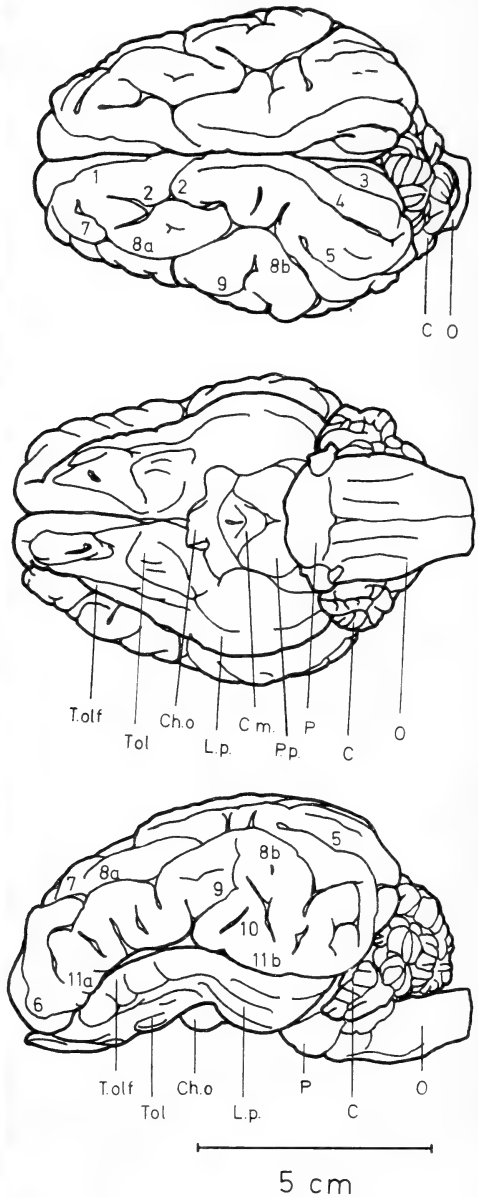
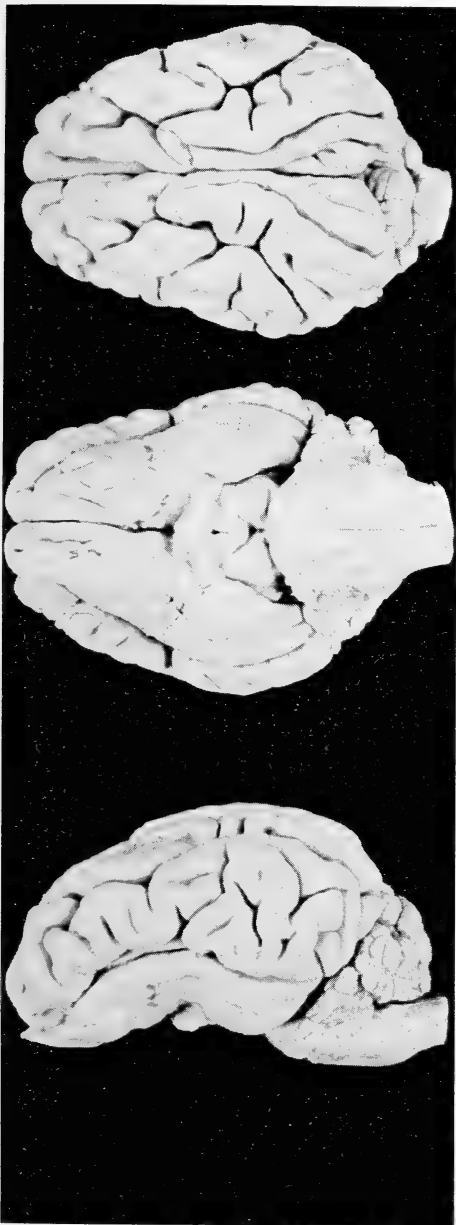


Abb. 7. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Phacochoerus aethiopicus*. Abk. wie in Abb. 5; Ch. o. — Chiasma opticum; Furchenbezeichnungen im Text

vorhanden. Im Bereich zwischen Fissura diagonalis (7), Fissura cruciata (2) und Fissura suprasylvia (8) tritt eine Nebenfurche auf, die auf Vergrößerung dieser Region schließen läßt.

Zusammenfassend gelten folgende Merkmale: Caudal ausladende und sehr hohe Hemisphären; flache, aber großflächige, überwölbte Bulbi olfactorii; flaches Stamm-

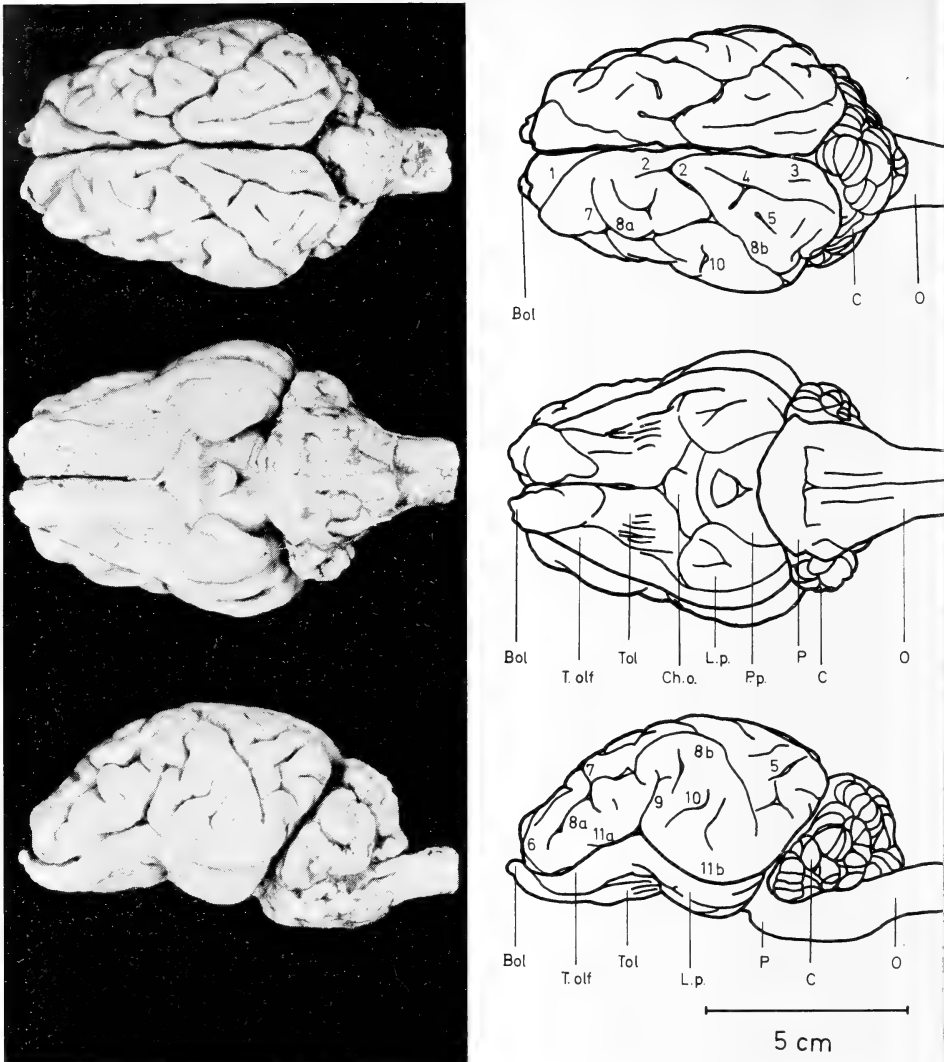


Abb. 8. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Potamochoerus porcus*. Abk. wie in Abb. 5; Furchenbezeichnungen im Text

hirn; großes, wenig überlapptes Kleinhirn; Furchenbesonderheiten im vorderen und hinteren Bereich.

#### 5. *Sus scrofa* Linné, 1758 (Abb. 9)

Die allgemeine Hirnform europäischer Wildschweine ähnelt den bereits beschriebenen. Die Bulbi olfactorii und das Cerebellum sind von dorsal gesehen durch den Neocortex überlappt. Die Lateralansicht vermittelt eine gestreckte Gesamtgestalt, aber vorn und hinten aufgewölbte Hemisphären. Die Fissura rhinalis liegt vorn höher als hinten. Palaeopalliale Hirnteile sind gut sichtbar. Das Furchenbild der Hemisphären ist viel-

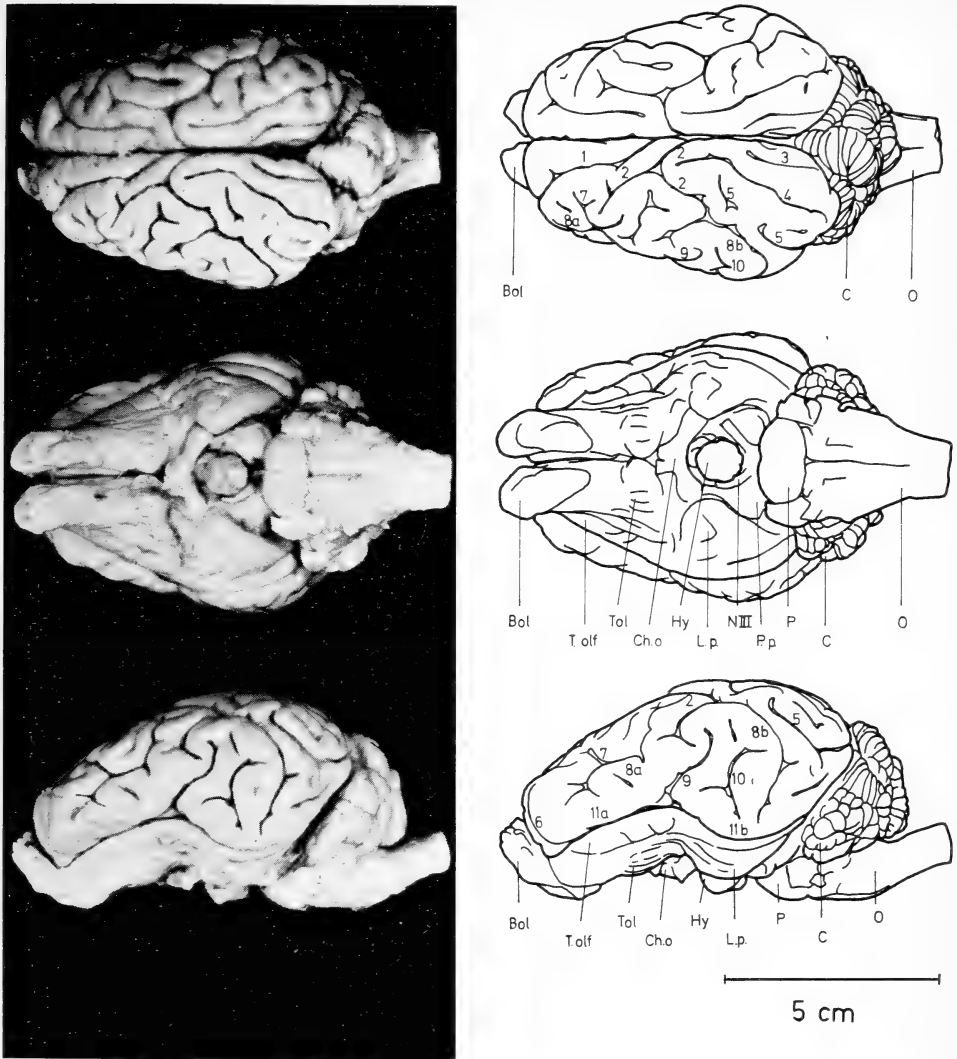


Abb. 9. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Sus scrofa*. Abk. wie in Abb. 5; Hy — Hypophyse; Furchenbezeichnungen im Text

fältig und mit zahlreichen Nebenfurchen ausgestattet. Gegenüber *Babirussa* zeigen fast alle Furchen ähnliche Lage. Allerdings sind sie insgesamt nicht so geradlinig, sondern stärker gewunden. Die Brückenbildung bei Fissura suprasylvia zwischen anterior (8 a) und posterior (8 b) ist nicht typisch für *Sus*, kann aber gelegentlich auftreten. Auch bei Wildschweinen finden wir eine kennzeichnende Nebenfurche im Bereich zwischen Fissura diagonalis (7), Fissura cruciata (2) und Fissura suprasylvia (8).

Insgesamt sind folgende Merkmale zusammenzufassen: Längliche, aber aufgewölbte Gesamtform, vorn und hinten relativ gleich aufgewölbte Hemisphären; flache, großflächige Bulbi olfactorii; vorn hohes, hinten flaches Althirn, überragtes Cerebellum; Nebenfurchenreichtum; gewundener Furchenverlauf.

## Familie: Tayassuidae Palmer, 1897

1. *Tayassu tajacu* Linné, 1758 (Abb. 10)

Die Gehirngestalt von Pekari weicht stark von der der Suiden ab. Sie ist länglich und gestreckt. Dorsal- und Ventralansicht lassen kastenförmige Hemisphären erkennen. Deren Frontalpole liegen nahe der Medianen, die Occipitalpole weiter davon entfernt über dem Kleinhirn. Während die Bulbi olfactorii von dorsal nur wenig sichtbar werden, ist das Cerebellum groß. Die Lateralansicht unterstreicht die gestreckte Hirnform. Die palaeoneocorticale Grenzfurche liegt relativ hoch, vorn weniger als hinten. Die Hemisphären sind flach und länglich. Das Kleinhirn liegt frei und wird vom Neocortex nicht überragt. Das Furchenmuster der Hemisphären ist einfach, jedoch teilweise vom

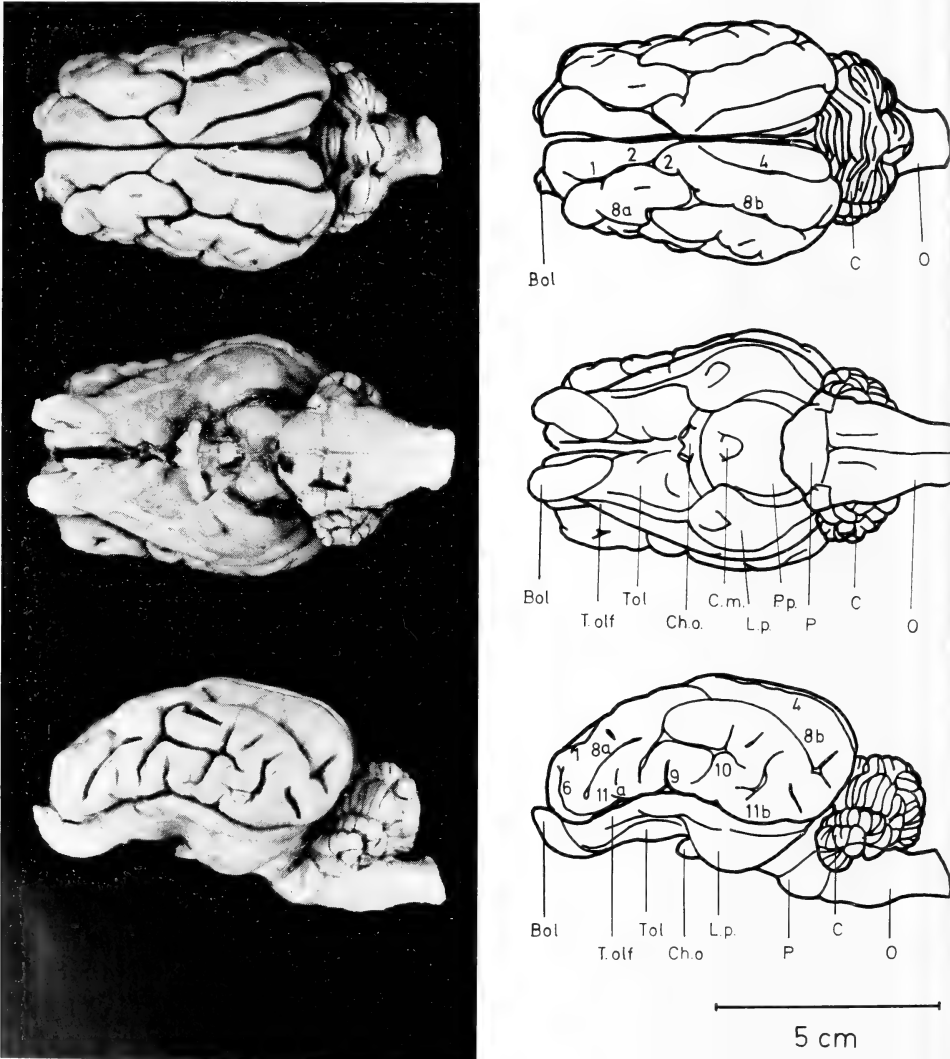


Abb. 10. Dorsal-, Ventral- und Lateralhirnansicht von *Tayassu tajacu*. Abk. wie in Abb. 5; Furchenbezeichnungen im Text

Grundtyp bei *Babirussa* abweichend. Dieses gilt besonders für die Lateralansicht. Die Fissura Sylvii (9) ist nur sehr kurz, die Fissura suprasylvia posterior (8b) flacher als beim Hirscheber. Der Bereich zwischen beiden Furchen ist stark fissuriert. Diese relativ tiefen, neu auftretenden Furchen werden mit Fissura ectosylvia (10) der Suiden homologisiert.

Folgende Merkmalbesonderheiten werden zusammengefaßt: Längliche, gestreckte Gesamtform; kastenförmige Hemisphären, vorn breit und hoch, hinten schmal und flach, aber lang; kleine, stark überwölbte Bulbi olfactorii; vorn flaches, hinten hohes Althirn; nicht überwölbtes, aber flaches Cerebellum; einfaches Furchenmuster vom abgewandelten Schweinetyt.

## b. Vergleich der Suiden-Gehirne

Die ermittelten Werte für Hemisphärenlängen, -breiten und -höhen von Suidengehirnen sind in Tab. 2 zusammengefaßt und in Abb. 11 gegen die Formolhirngewichte abgetragen. Insgesamt zeigen sich für alle drei Relationen gute Zuordnungen der einzelnen Wertepaare zu je einer Geraden. Hemisphärenlängen, -breiten und -höhen sind demnach bei allen wilden Schweinen vom Hirngewicht abhängig. Es lassen sich die Gehirne der verschiedenen Spezies durch die ermittelten Maße nicht voneinander unterscheiden. Auf Grund dieser Korrelation gilt für die Beziehung Hemisphärenlänge, -breite, bzw. -höhe zum Körpergewicht der Tiere eine entsprechende Abhängigkeit wie für Hirngewicht vom Körpergewicht (Abb. 3). *Hylochoerus* hat seinem Körpergewicht entsprechend nicht nur die leichtesten Gehirne, sondern auch die kürzesten, schmalsten und flachsten Hemisphären aller Suiden. Es ist hier nicht nur die geringste Cephal-

Tabelle 2

Formolhirngewichte (FHG), Hemisphärenlängen (HL), Hemisphärenbreiten (HB), Hemisphärenhöhen (HH), Längen: Fissura Sylvii — Occipitalpol (SOL) und Fissura cruciata — Occipitalpol (COL), Gesamtfurchenlängen (GFL), Furchenlängen der Hemisphärenvorderregionen (VFL) und der Hemisphärenhinterregionen (HFL) von Suiden

	FHG g	HL mm	HB mm	HH mm	SOL mm	COL mm	GFL mm	VFL mm	HFL mm
Hm 1	146,5	87	36	45	49	61	570	180	304
Bb 1	119,6	76	34	36	38	42	464	177	236
Bb 2	72,1	69	27	32	37	43	383	140	199
Pa 2	126,0	83	35	42	46	52	646	232	347
Pa 3	106,0	73	32	35	42	47	539	188	291
Pa 4	121,0	77	33	39	45	53	555	194	291
Pa 5	128,1	82	33	40	43	49	589	199	333
Pa 6	141,0	78	36	39	49	52	567	189	321
Pa 7	126,2	72	33	40	41	52	522	169	300
Pp 1	136,5	76	33	41	46	38	490	202	241
Pp 2	63,1	60	27	30	32	29	385	161	173
Ss 1	192,4	91	37	48	48	44	690	309	321
Ss 2	174,5	85	37	48	44	48	629	236	336
Ss 3	149,0	83	36	42	47	47	546	213	275
Ss 4	193,2	88	—	—	—	—	672	287	318
Ss 5	171,0	81	35	45	44	44	690	299	326
Ss 6	202,0	86	36	47	46	52	693	290	339

Hm — *Hylochoerus meinertzhageni*, Bb — *Babirussa babyrussa*, Pa — *Phacochoerus aethiopicus*, Pp — *Potamochoerus porcus*, Ss — *Sus scrofa*

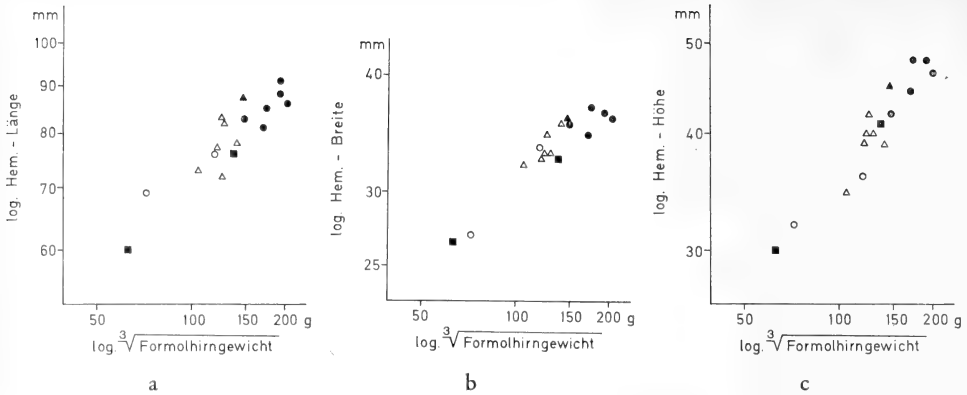


Abb. 11. Beziehungen zwischen Hemisphärenlänge (a), Hemisphärenbreite (b) und Hemisphärenhöhe (c) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4

sation, sondern wahrscheinlich auch die geringste Neocorticalisation zu erwarten. *Phacochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* haben, so gefolgert, einen etwas höheren Grad der Neocorticalisation erreicht, während für *Sus* der höchste anzunehmen ist.

Bei der vergleichenden Betrachtung der Suidengehirne fiel auf, daß auf den Gehirnen von *Phacochoerus* und *Hylochoerus* die Fissura cruciata vorn auf der Hemisphäre liegt, und die caudal davon gelegene Region größer ist als bei den übrigen Suiden. Es erhebt sich die Frage, ob diese Bereiche nach caudal, über das Kleinhirn hinweg ausgewachsen sind, oder ob die Fissura cruciata durch Vorverlagerung eine Größenzunahme occipitaler Bereiche bewirkt hat. Die Lage der Fissura Sylvii auf den Hemisphären kann als konstant angenommen werden. Sie ist phylogenetisch zunächst als Grube (= Fossa Sylvii) angelegt und wird erst später durch Vertiefung und anschließende Überlappung der Ränder zu einer Furche geschlossen (JACOB und ONELLI 1911).

Die Maße für SOL (Tab. 2) spiegeln ihre Lage auf den Hemisphären wilder Schweine wider. Die Abtragung dieser Werte gegen die Hirngewichte im doppelt logarithmischen System zeigt gute Korrelationen aller Werte zu einer Geraden (Abb. 12 a). Damit wird bewiesen, daß die Fissura Sylvii auf allen Schweinehemisphä-

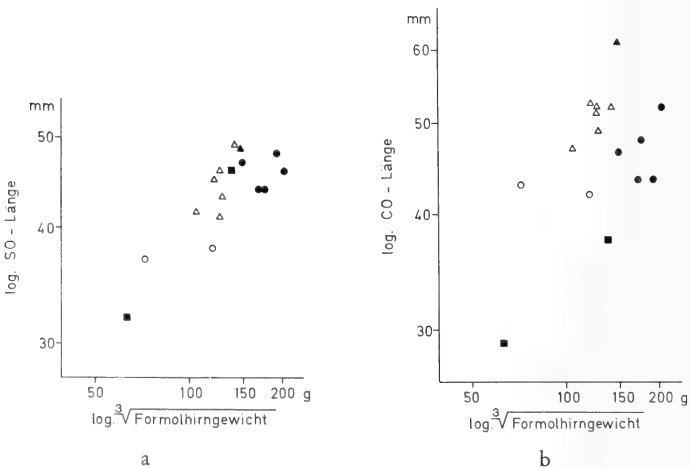


Abb. 12. Beziehungen zwischen den Maßen SOL (a) und COL (b) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4



ren an gleicher Stelle liegt. Die Maße für COL (Tab. 2) zeigen in gleicher Weise die Lage der Fissura cruciata auf den Hemisphären an. Abb. 12b zeigt keine eindeutige Zuordnung aller Werte zu einer Geraden. Während die Wertepaare von *Sus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* etwa auf einer Geraden liegen, heben sich *Hylochoerus* und *Phacochoerus* durch größere CO-Längen davon ab. Der eine herausfallende Wert von *Babirussa* entstammt dem Gehirn eines juvenilen Tieres. Wegen der konstanten Lage der Fissura Sylvii kann angenommen werden, daß die Fissura cruciata auf Riesenwaldschwein- und Warzenschweingehirnen nach frontal verschoben ist. Damit ist die Vergrößerung der occipitalen Region gegenüber *Sus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* durch Vorverlagerung der Fissura cruciata erreicht worden.

Wie bereits oben erwähnt, ist Furchung der Hemisphären Ausdruck von Oberflächenvergrößerung. Nunmehr ist zu prüfen, ob die Fissuration der Suidengehirne die ermittelten unterschiedlichen Evolutionshöhen bestätigt oder nicht. Die Gesamtfurchenlängen bei Suiden (Tab. 2) zeigen durch Korrelation aller Werte zu einer Geraden direkte Abhängigkeit vom Hirngewicht (Abb. 13a). Den einzelnen Spezies stehen demnach entsprechend ihren Hirngrößen gleiche Furchenlängen zur Verfügung. Die enge

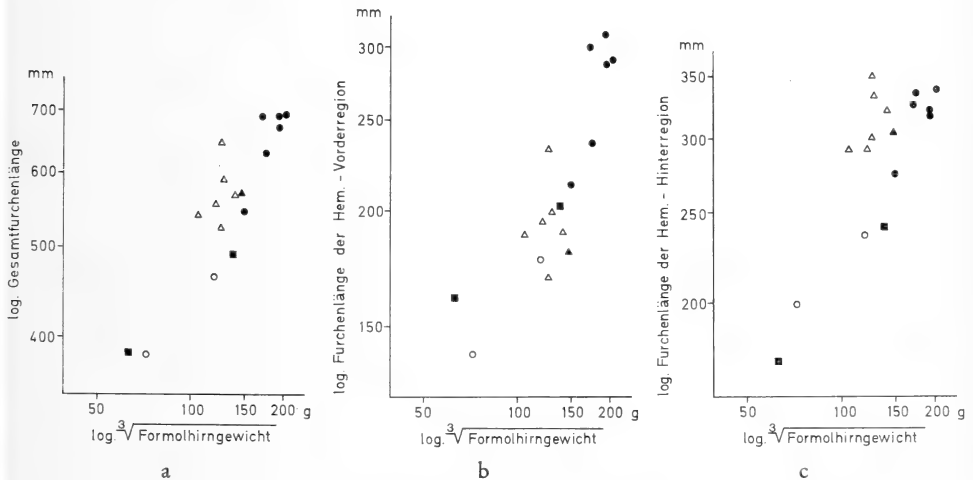


Abb. 13. Beziehungen zwischen Gesamtfurchenlänge (a), Furchenlänge der Hemisphärenvorderregion (b) und der der Hemisphärenhinterregion (c) und dem Formolhirngewicht bei Suiden. Symbole wie in Abb. 4

Beziehung zwischen Furchung und Hirngewicht bestätigt die unterschiedlichen Evolutionsniveaus der wilden Schweine, da Furchenlängen vom Körpergewicht der Tiere in gleicher Weise abhängen wie die Hirngewichte (Abb. 3). Riesenwaldschweine haben entsprechend ihrer Körpergröße die geringste Hemisphärenfurchung, *Babirussa*, *Potamochoerus* und *Phacochoerus* etwas mehr, und *Sus*gehirne sind am stärksten gefurcht.

In der vergleichenden Betrachtung wurde auf artspezifische Unterschiede in Lage und Verlauf der Furchen hingewiesen. Besonders Verkürzungen, Verlängerungen oder „neu“ auftretende Fissuren fielen auf. Das deutet auf schwächere, bzw. stärkere Oberflächenvergrößerungen in einzelnen Neocortexregionen hin. Deshalb wurden die Furchenlängen der Hemisphärenvorderregion einerseits und die der -hinterregion andererseits zusammengefaßt. Die Werte gehen aus Tab. 2 hervor. Abb. 13b und c zeigen die Relation zu den Hirngewichten der Tiere. Die Wertepaare von *Sus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus* und *Babirussa* sind in Abb. 13c gut zu einer Geraden korreliert, während sich die Warzenschweine davon abheben. Das bedeutet, daß die Hemisphärenhinter-

region von Warzenschweinen stärker gefurcht ist als die der übrigen Suiden. Dagegen haben die Vorderregionen der *Phacochoerus*-Hemisphären kürzere Furchenlängen als die der übrigen Suiden (Abb. 13 b).

Alle durchgeführten Vergleiche deuten auf artspezifische cytoarchitektonische Neocortexgliederungen hin. Bei — relativ zum Hirngewicht — gleichen Hemisphärenformen und gleichen Gesamtfurchenlängen unterscheiden sich die einzelnen Furchen in Lage und Ausdehnung artkennzeichnend. Es können unterschiedliche Spezialisierungen an-

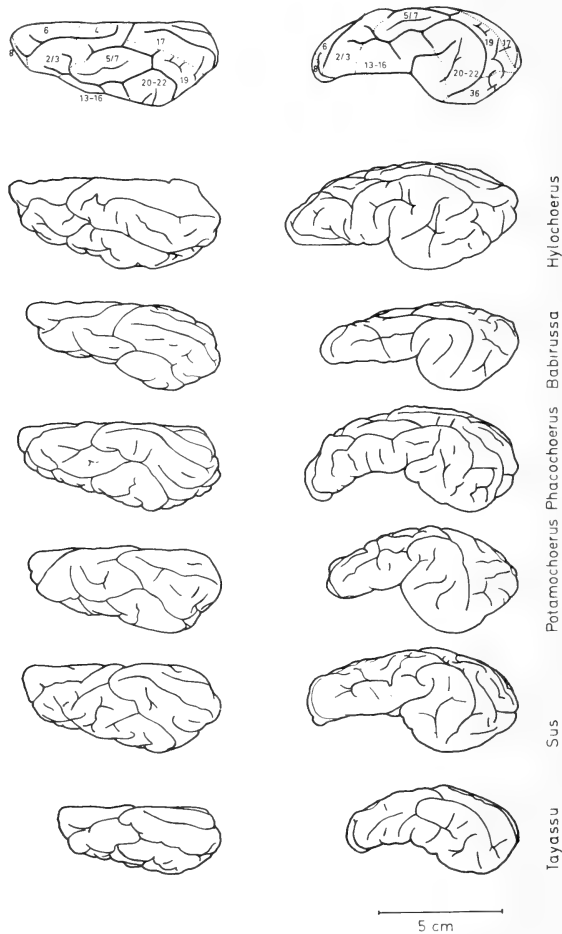


Abb. 14. Vergleich der Hemisphärenmuster von dorsal und lateral. Oben — neocorticale Gliederung der *Sus* — Hemisphäre nach STEPHAN 1951. Erläuterungen im Text

genommen werden, die möglicherweise mit Verhalten und Lebensweise der Tiere in Zusammenhang gebracht werden können. Für die Beurteilung der Oberflächenzunahme in den verschiedenen Regionen ist die Einteilung der Wildschweinhemisphäre in Felder zu Rate zu ziehen. Diese ist von STEPHAN (1951) vorgenommen worden und in Abb. 14 den Dorsal- und Lateralansichten der Hemisphären wilder Schweine vergleichend gegenübergestellt. Es werden folgende acht neocorticale Hauptregionen unterschieden:

**1. praezentrale Hauptregion***Area gigantopyramidalis (4)*

Dieses Feld ist nach caudal und lateral durch Haupt- und Vorderast der F. cruciata zu begrenzen. Es wird als Primärfeld für tonische Spezialbewegungen und willkürliche Bewegungen des Rumpfes, Kopfes und der Extremitäten angesehen.

*Area frontalis agranularis (6)*

Sie schließt nach frontal an (4) an und wird lateral durch die F. coronalis begrenzt. Sie zeigt die gleichen Spezialbewegungen wie (4), jedoch erst nach stärkerer Reizung.

**2. granuläre frontale Hauptregion***Area frontalis anterior (8)*

Dieses Feld bildet das Stirnhirn von der F. praesylyia nach median. Seine Funktionen beim Menschen sind die des Antriebes und der höheren seelischen Hemmungen, die erst ein soziales Zusammenleben ermöglichen.

**3. parietale Hauptregion***Area parietalis (5/7)*

Sie stellt ein sensibles Feld dar. Es steht mit den Rezeptoren in der Schnauze des Schweines in Verbindung. Begrenzt wird es durch F. diagonalis, F. suprasylvia und F. cruciata.

**4. postzentrale Hauptregion***Area postcentralis (2/3)*

Sie zeigt große Ähnlichkeit mit (5/7). Die genaue Funktion ist noch ungeklärt. Begrenzt wird sie nach median durch die F. coronalis.

**5. insuläre Hauptregion***Area insularis (13/16)*

Sie liegt bogenförmig um die Insula und ist im Furchenbild nur nach dorsal durch die F. suprasylvia anterior abzugrenzen. Die caudale Begrenzung bildet eine Linie vom frontalen Ende der F. suprasylvia posterior bis zu ihrem caudalen Ende. Die Funktion dieses Feldes ist noch ungeklärt. Es werden Beziehungen zum Geschmackssinn und zum Riechhirn vermutet.

**6. occipitale Hauptregion***Area striata (17)*

Sie erstreckt sich von der Fissura splenialis auf der Medianfläche des Gehirns bis fast an die F. ectolateralis. Nach vorn reicht sie bis an die F. cruciata. Sie stellt die Seh-sphäre dar.

*Area occipitalis und praeoccipitalis (18/19)*

Sie liegen bogenförmig um (17) herum und sind lateral durch F. suprasylvia posterior zu begrenzen. Ihnen sind Augenbewegungen und optische Orientierung zugeordnet.

### 7. temporale Hauptregion

#### *Area temporalis* (20–22)

Sie wird nach dorsal und caudal durch die F. suprasylvia posterior begrenzt. Nach vorn und ventral stößt sie an die insuläre Hauptregion. Hier werden wahrscheinlich Sinnesindrücke und eventuell auch Gleichgewichtsempfindungen verarbeitet.

### 8. cinguläre Hauptregion

Dieses Feld sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Es liegt auf der Medianfläche der Hemisphäre und kann hier nicht vergleichend betrachtet werden.

Die *vergleichende Betrachtung der Furchenmuster* (Abb. 14) zeigt artspezifische Ausbildung und Lage der neocorticalen Hauptregionen. Vergrößerung einzelner Areae hat offenbar Verkleinerung anderer zur Folge. Aus Verhaltensbeschreibungen (FRÄDRICH 1967; MOHR 1960) ist bekannt, daß Warzen- und Riesenwaldschweine die einzigen tagaktiven Suidenarten sind. Abb. 14 zeigt nochmals die stärkste Ausbildung der occipitalen Hauptregion bei beiden Spezies. Dabei gilt für *Phacochoerus* die größte Oberfläche in diesem Bereich, da nicht nur die Fissura cruciata nach frontal verschoben ist, sondern auch „neue“ Furchen in der Region der Area striata auftreten. Dieses ist möglicherweise auf das Leben dieser Tiere in offener Savanne zurückzuführen. Dadurch werden für Warzenschweine stärkere optische Leistungen wahrscheinlich als für waldbewohnende Riesenwaldschweine. Alle übrigen Suiden führen hauptsächlich ein nachtaktives Leben im Wald, und ihre optische Orientierung steht hinter der olfaktorischen und akustischen weit zurück. Infolgedessen sind auch ihre occipitalen Hauptregionen etwa gleich stark ausgebildet.

Weiterhin fallen bei *Hylochoerus*-, *Babirussa*- und *Phacochoerus*hemisphären relativ kleine parietale Hauptregionen auf. „Wühlbewegungen im Erdboden mit der Rüsselscheibe sind ein fester Bestandteil der Nahrungssuche bei den Pekaris und den meisten Suiden. Nur *Hylochoerus*, *Babirussa* und — zumindest in weiten Teilen seines Verbreitungsgebietes — *Phacochoerus* wühlen dabei wenig oder gar nicht.“ (FRÄDRICH 1967, S. 12). Es kann angenommen werden, daß die Verkleinerung der Area parietalis damit in Zusammenhang steht. *Potamochoerus* hat diese Region nach median ausgehnt, wie an der verkürzten Fissura cruciata zu erkennen ist.

Die Vergleiche von Hemisphärenform, Furchungsintensität und neocorticaler Gliederung geben erste Einblicke in artspezifische, unterschiedliche Ausbildungen. Genaue quantitative Analysen werden erforderlich, bevor weitere Aussagen zulässig sind.

### Zusammenfassung

Erste Orientierungen über die Beziehung Hirngewicht:Körpergewicht in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848 werden durchgeführt. Die „normale“ interspezifische Abhängigkeit der Hirngewichte von der Körpergröße der Tiere wird bestätigt. Spezies der Unterordnung Nonruminantia Scopoli, 1777 haben primitivere Gehirne als die der Unterordnung Tylopoda Illiger, 1811 und der Ruminantia Scopoli, 1777. Eine Beschreibung der Gehirne der Teilordnung Suina Gray, 1868 erhellt artspezifische Merkmalsbesonderheiten, die durch Maße erfaßt werden. Der Vergleich von Suidengehirnen wird diskutiert, und Unterschiede werden hervorgehoben. Besonderheiten in der Hemisphärenfurchung werden auf unterschiedlich starke Ausbildung neocorticaler Regionen zurückgeführt. Diese wird mit Verhaltensbesonderheiten der Spezies in Zusammenhang gebracht und diskutiert.

### Summary

*On the evolution of the Artiodactylian brain with special reference to the Suina Gray, 1868*

Preliminary information on the relation between brain- and bodysize in the order Artiodactyla Owen, 1848 is given. The „normal“ interspecific interdependence is confirmed by means of the

allometrical method. The lower brainweight of nonruminants in comparison with that of tylopods and ruminants indicates that the nonruminants in general are on a more primitive evolutionary level. Brain descriptions of *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904, *Babirusa babyrussa* Linné, 1758, *Phacochoerus aethiopicus* Pallas, 1767, *Potamochoerus porcus* Linné, 1758, *Sus scrofa* Linné, 1758 and *Tayassu tajacu* Linné, 1758 show characteristic hemisphere shapes and neocortical fissurations. These were measured and compared. The characteristic fissuration of the species studied indicates differences in the size and therefore possibly in the function of neocortical areas. The possible significance of this specific pattern for the behavior is discussed.

### Literatur

- ANTHONY, R. (1938): Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale autre que le poids de l'encéphale comparé au poids du corps. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris, Série 8/9, 17—67.
- BONIN, G. v. (1937): Brain weight and body weight of mammals. J. Gen. Psychol. 16, 379—389.
- BRUMMELKAMP, R. (1937): Normale en abnormale Hersengroei in Verband met de Cephalisatie — leer. Amsterdam, S. 10.
- COUNT, E. W. (1947): Brain and body weight in man: Their antecedents in growth and evolution. Ann. N. Y. Acad. Sciences 46, 993—1122.
- CRILE, G., and QUIRING, D. P. (1940): A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. Ohio J. Science 40, 219—259.
- FLATAU, E., und JACOBSON, L. (1899): Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Berlin.
- FRÄDRICH, H. (1967): Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). Hdb. Zool. 8/10, 1—44.
- GORGAS, M. (1966): Betrachtung zur Hirnschädelkapazität zentralasiatischer Wildsäugetiere und ihrer Hausformen. Zool. Anz. 176, 227—235.
- HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Hdb. Zool. 8/1, 1—167.
- HERRE, W., und THIEDE, U. (1965): Studien an Gehirnen südamerikanischer Tylopoden. Zool. Jb. Anat. 81, 155—176.
- HERRE, W., und RÖHRS, M. (1970): Domestikation und Stammesgeschichte. In: „Die Evolution der Organismen“ Fischer, Stuttgart (im Druck).
- HRDLICKA, A. (1905): Brain weight in vertebrates. Smiths. miscell. coll. 48, 89—112.
- JACOB, C., und ONELLI, C. (1911): Vom Tierhirn zum Menschenhirn. München.
- KRUSKA, D. (1970): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entw. gesch. (im Druck).
- MANGOLD — WIRZ, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. 63, 449—508.
- MOHR, E. (1960): Wilde Schweine. Neue Brehm Büch. 247.
- OBBOUSSIER, H., und SCHLIEMANN, H. (1966): Hirn—Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden. Z. Säugetierkde. 31, 464—471.
- RÖHRS, M. (1959): Allometrische Untersuchungen an Canidengehirnen. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Frankfurt a. M. 1958, 295—307.
- (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. 162, 1—95.
- (1961): Allometrieforschung und biologische Formanalyse. Z. Morph. Anthrop. 51, 289—321.
- (1966): Vergleichende Untersuchungen zur Evolution der Gehirne von Edentaten. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 4, 196—208.
- SIGMUND, L. (1968): Das Gehirn der Schliefer (Hyracoidea Huxley, 1869) als anatomische Grundlage für den Vergleich mit den Ungulaten. Acta soc. zool. Bohemoslov 32, 262—271.
- STARCK, D. (1954): Die äußere Morphologie des Großhirns zwergwüchsiger und kurzköpfiger Haushunde, ein Beispiel zur Entstehung des Furchungstypus. Gazeta Med. Portug. Lisboa 7, 210—224.
- (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden, Steiner.
- STEPHAN, H. (1951): Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren. Zool. Jb. Anat. 71, 487—586.
- (1954): Vergleichend — anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. Exl. Morph. Jb. 93, 425—471.
- und BAUCHOT, R. (1965): Hirn- und Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen. Acta Zool. 46, 209—231.
- THENIUS, E., und HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, Springer.
- THIEDE, U. (1966): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. Z. zool. Syst. u. Evolut.-forsch. 4, 318—377.

- WARNCKE, P. (1908): Mitteilungen neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugtieren nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Hirngewichte bei den verschiedenen Spezies. *J. Psychol. Neurol.* **13**, 355—403.
- WEBER, M. (1896): Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere. *Festschrift f. Gegenbaur* 3, Leipzig.
- WEIDEMANN, W. (1970): Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Nagetiere. *Z. wiss. Zool.* **181**, 66—139.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. DIETER KRUSKA, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3 Hannover, Bischofsholer Damm 15

## Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen N<sub>1</sub> und N<sub>2</sub>

VON WOLFGANG WEIDEMANN

*Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover*

*Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs*

*Eingang des Ms. 20. 3. 1970*

Durch die Domestikation werden die Stammarten der Haustiere Einflüssen durch den Menschen ausgesetzt, die zu einer tiefgreifenden Umgestaltung des Tierkörpers sowohl im morphologischen als auch im physiologischen und biochemischen Bereich führen. Domestikationseffekte am Zentralnervensystem sind schon seit längerem bekannt. Sie sind meistens in einer erheblichen Gewichtsreduktion des Gehirns manifestiert. Diese Größenreduktion des Gehirns in der Domestikation scheint teils modifikatorisch bedingt und teils genetisch fixiert zu sein.

Für umweltbedingte Modifikationen sprechen Beobachtungen an Gefangenschaftstieren von Wildformen und an verwilderten Haustieren. An mehreren Wildformen in Gefangenschaft wurden z. B. Hirngrößenreduktionen nachgewiesen, die schon in der ersten Generation beträchtliche Werte erreichen können (RÖHRS 1961). Sie sind jedoch nicht für alle Arten gleich stark und offensichtlich auch beeinflussbar durch den Modus der Gefangenschaft. Für eine umweltbedingte Beeinflussung der Hirngröße sprechen weiterhin Beobachtungen an Gehirnen verwilderter Haustiere (KLATT 1932, HÜCKINGHAUS 1965, HERRE und RÖHRS 1970), bei denen eine Hirngewichtszunahme bis zu 15% zu beobachten ist; das Hirngewicht der Wildarten wird aber nach dem bisherigen Wissen nicht wieder erreicht. An verwilderten Haustieren zeigt sich deshalb auch deutlich die genetische Fixierung der Hirngrößenreduktionen. Offensichtlich ist die Differenz in der Hirngröße zwischen verwilderten Haustieren und ihrer wilden Stammform Ausdruck des genetischen Einflusses durch die Domestikation.

Um über die Erblichkeit von Änderungen morphologischer Strukturen des Gehirns in der Domestikation neue Daten zu gewinnen, wurden im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel Pudel und Wölfe verpaart und ebenso deren N<sub>1</sub>-Generation. Gezielte Kreuzungsexperimente zwischen der Wildform und der domestizierten Form einer Säugetierspezies liegen bisher noch nicht vor. Intraspezifische Kreuzungen von Hunderassen führte KLATT durch, um über die Erblichkeit der Form und Furchen von Gehirnen Aufschluß zu erhalten. Es liegen weiterhin vor Ergebnisse einer interspezifischen Kreuzung zwischen Coyote und Schakal (HERRE 1966).

## Material und Methodik

Für diese Zusammenstellung waren die Daten von 45 Wölfen, 22 Pudeln, 27 Wopu  $N_1$  und 56 Wopu  $N_2$  verfügbar (Tab. 1). Der größte Teil des Materials stammt aus der Sammlung des Instituts für Haustierkunde der Christian-Albrecht-Universität in Kiel<sup>1</sup>. Einige Angaben für die Wölfe stammen von anderen Autoren (siehe Tabelle). In die Berechnungen einbezogen wurden ausschließlich die Daten von Tieren, die über ein Jahr alt waren und keine deutlichen pathologischen Veränderungen aufwiesen. Die Pudelwölfe (erste Kreuzungsgeneration  $N_1$ ) stammen sämtlich von einem Elternpaar ab: Pudel ♂ 9990 und Wölfin ♀ 9991. Die Tiere der zweiten Kreuzungsgeneration  $N_2$  ( $N_1 \times N_1$ ) stammen von verschiedenen Elternpaaren ab. Die Pudel entstammen ausschließlich der Zucht im Institut für Haustierkunde. Näheres zu diesen Angaben bei HERRE 1964. Die Bruttokörpergewichte und das Frischgewicht der Gehirne wurde im doppelt logarithmischen System aufgetragen. Aus den Werten wurden für Pudel, Wölfe und Wolfspudel  $N_1$  jeweils getrennt die intraspezifischen Hirngewichts-Körpergewichts-Beziehungen (Ellipsenhauptachse) berechnet. Die Signifikanzprobe für die drei Geraden ergab einen deutlichen Unterschied in der Lage, nicht aber für den Anstieg. Die drei Geraden laufen parallel mit dem gleichen  $a$ -Wert ( $a = 0,223$ ). Die differente Lage der Geraden für Wolf und Pudel (Differenz der  $b$ -Werte) kennzeichnen den Einfluß der Domestikation auf das Gehirn (HERRE und RÖHRS 1970).

Die Hirngewichte von Wolf und Pudel unterscheiden sich eindeutig. Die Werte für Wölfe und Pudel sind zwei Allometriergeraden mit gleichem Anstieg ( $a = 0,22$ ) zugeordnet (Abb. 1). Dies entspricht den Ergebnissen von Schultz (1969) für Wölfe und Hunde mehrerer Rassen. Der Abstand zwischen beiden Geraden, ausgedrückt durch unterschiedliche  $b$ -Werte (Wolf  $\log b = 1,15$ , Pudel  $\log b = 1,00$ ) kennzeichnet die domestikationsbedingte Hirngrößenreduktion; sie beträgt zwischen Wolf und Pudel 29,8%. KLATT (1912) wies nach, daß zwischen Zoowölfen und Wildwölfen eine Differenz der Hirnschädelkapazität besteht. STOCKHAUS (1962) berechnete an einem umfangreichen Material für Gefangenschaftswölfe eine ungefähr 5% geringere Hirnschädelkapazität gegenüber Wildwölfen gleicher Körpergröße. Aus den hier vorliegenden Werten, die sowohl Daten von echten Wildwölfen als auch von Gefangenschaftstieren umfassen, läßt sich eine Reduktion im Hirngewicht nicht nachweisen. Die Auswirkungen der Gefangenschaft auf das Zentralnervensystem der Wölfe sind offensichtlich im Gegensatz zu einigen anderen Säugetierarten sehr gering und quantitativ nicht erfassbar.

Die Hirngewichts-Körpergewichtsbeziehungen der ersten Kreuzungsgeneration  $N_1$  sind gekennzeichnet durch eine Allometriergerade ( $a = 0,22$ ;  $\log b = 1,07$ ), die intermediär zu den Geraden der Wölfe und Pudel liegt; wobei eine geringe Verschiebung zu den Pudeln zu beobachten ist (Abb. 2). Die Einzelwerte der  $N_1$ -Generation verteilen sich zwischen dem unteren Wolfsbereich und dem oberen Pudelbereich. Auffällig ist ein Wert, der eindeutig im Bereich der Hirngewichts-Körpergewichts-Korrelation der Pudel liegt.

Die Differenz zwischen Wolfs- und Wolfspudelgehirnen beträgt 16,9%, zwischen Pudel- und Wolfspudelgehirnen 12,9%. Eine Erklärung für diese Verschiebung zu den Pudelgehirnen kann noch nicht gegeben werden. HARRIES (aus HERRE 1966) ermittelte eine Verschiebung bei der  $N_1$ -Generation von Coyoten und Schakalen, in diesem Fall waren die Werte zu den Coyoten hin verlagert, wobei es keine Rolle spielte, ob Vater bzw. Mutter Coyote oder Schakal war. Es kann also auch für die Wolfspudel diese leichte Verschiebung nicht einfach als paterneller Einfluß gedeutet werden.

In der  $N_2$ -Generation der Wolfspudel treten starke Aufspaltungstendenzen in Erscheinung (Abb. 3). Die Variationsbreite umfaßt den gesamten Bereich zwischen den Geraden für Pudel und Wölfe und umgreift sowohl für das Körpergewicht als auch das

<sup>1</sup> Herrn Prof Dr. Dr. h. c. WOLF HERRE danke ich für die Überlassung der Daten und des Materials.

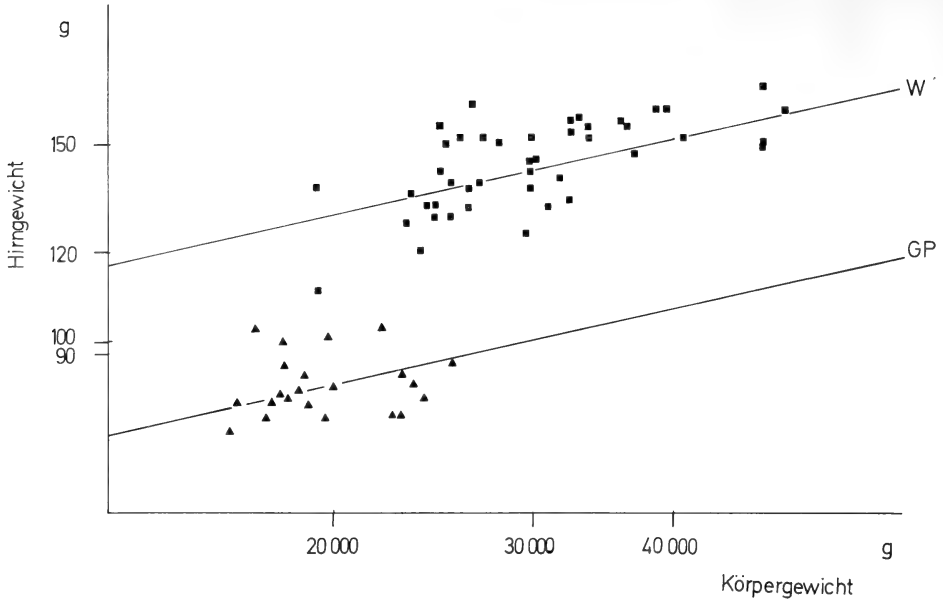


Abb. 1. Hirngewichte und Körpergewichte der Wölfe und Pudel im doppellogarithmischen System dargestellt

- Wolf = obere Gerade
- ▲ Pudel = untere Gerade

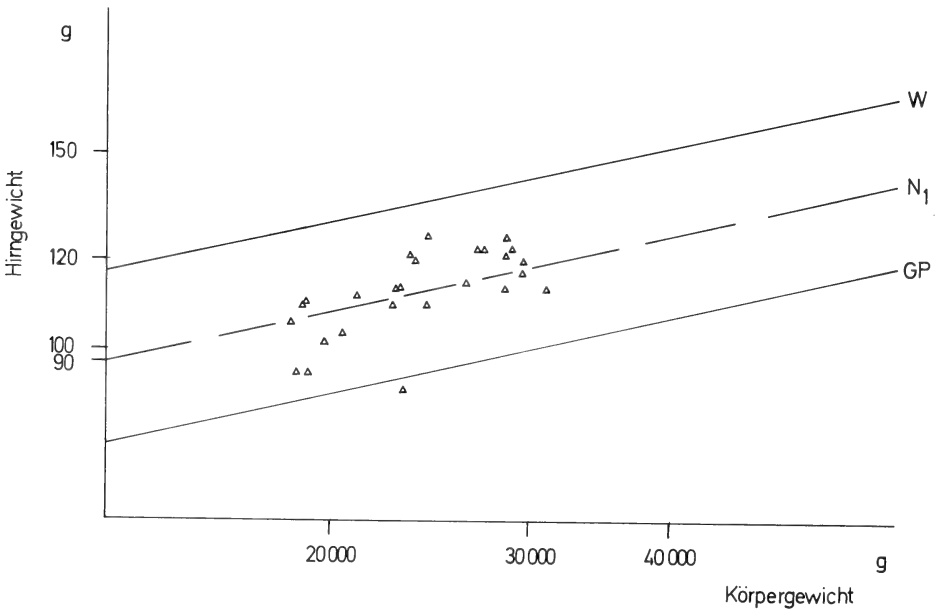


Abb. 2. Hirngewichte und Körpergewichte der 1. Kreuzungsgeneration — Wolfspudel N1 — im doppellogarithmischen System

- Mittlere Gerade: Wolfspudel N1    △ Wolfspudel N1
- Untere Gerade: Pudel
- Obere Gerade: Wölfe



Hirngewicht einen sehr viel weiteren Bereich als in der ersten Kreuzungsgeneration. Als Ergebnis einer allgemein gesteigerten Variabilität treten hier starke Aufspaltungstendenzen in Erscheinung. Die Werte sind einer Geraden zugeordnet mit erheblich steilerem Anstieg ( $a = 0,43$ ) als in den vorherigen Fällen. Es ist zu erwägen, ob die erhöhten Rekombinationsmöglichkeiten in diesem Fall andere Hirngewichts-Körpergewichtsabhängigkeiten entstehen lassen. Auffällig ist, daß kein Wert den oberen Wolfsbereich bzw. den unteren Pudelbereich erreicht; dieses wäre bei einer rein genetischen Aufspaltung zu erwarten. Für  $N_2$ -Generationen ist bekannt, daß nur einige der möglichen Rekombinationen verwirklicht werden (E. MAYR 1967). Darin könnte eine Erklärung für die Lageverteilung der zweiten Kreuzungsgeneration liegen. Diese Einschränkung an den Wolfspudeln  $N_2$  kann aber auch zufallsbedingt sein.

Von HARRIES (HERRE 1966) liegen Werte für eine zweite Kreuzungsgeneration von Coyote—Schakal vor. Es zeigen sich ähnliche Aufspaltungstendenzen; die Werte sind im allgemeinen der Coyotengeraden angenähert; ein Wert liegt dabei weit oberhalb der höherliegenden Allometriergeraden für Coyoten.

Die Hirngewichtsreduktion in der Domestikation von Wolf zum Pudel erreicht mit 29,8% fast die Werte, die KRUSKA (1970) bei Wild- und Hausschweinen mit 33,6% berechnete. Für domestizierte Säugetiere konnten bisher folgende prozentuale Hirngewichtsabnahmen ermittelt werden: Hausschwein (KRUSKA 1970) 33,6%, Haushund

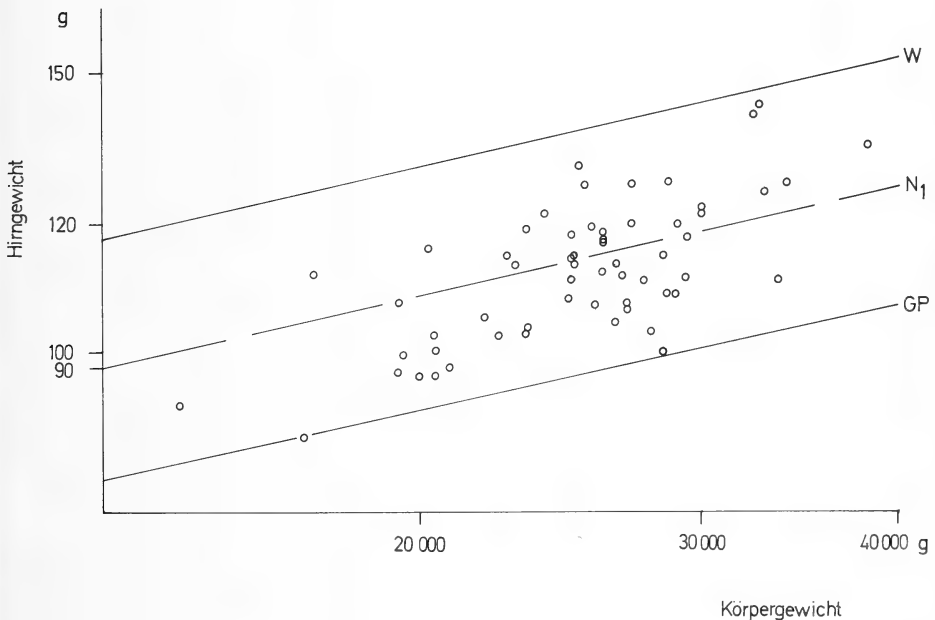


Abb. 3. Hirngewichte und Körpergewichte der 2. Kreuzungsgeneration — Wolfspudel  $N_2$  — im doppeltlogarithmischen System

- Wolfspudel  $N_2$
- Untere Gerade: Wölfe
- Oberer Gerade: Pudel
- Mittlere Gerade: Wolfspudel  $N_1$

Tabelle

Lfd. Nr.	Sex	Körpergewicht g	Hirngewicht g	Herkunft
<i>Canis lupus</i>				
322	+O	31 700	140,0	Institut f. Haustierkunde
323		26 550	162,5	Institut f. Haustierkunde
428		24 900	156,2	Institut f. Haustierkunde
429		25 100	150,5	Institut f. Haustierkunde
430		23 500	135,5	Institut f. Haustierkunde
431		24 900	141,3	Institut f. Haustierkunde
1871		24 500	131,8	Institut f. Haustierkunde
2022		36 450	154,9	Institut f. Haustierkunde
2023		28 150	150,1	Institut f. Haustierkunde
2024		33 600	155,0	Institut f. Haustierkunde
2142		33 050	158,0	Institut f. Haustierkunde
2143		38 450	161,2	Institut f. Haustierkunde
3982		36 800	147,0	Institut f. Haustierkunde
3983		33 500	144,0	Institut f. Haustierkunde
4692		30 000	142,0	Institut f. Haustierkunde
4765		19 400	137,2	Institut f. Haustierkunde
4969		19 400	111,0	Institut f. Haustierkunde
4970		32 400	133,7	Institut f. Haustierkunde
4988		25 500	138,1	Institut f. Haustierkunde
4989		25 350	129,5	Institut f. Haustierkunde
4990		24 750	129,5	Institut f. Haustierkunde
4991		30 400	141,8	Institut f. Haustierkunde
4993		30 050	137,0	Institut f. Haustierkunde
4994		23 900	121,3	Institut f. Haustierkunde
4995		31 000	132,0	Institut f. Haustierkunde
7077		26 300	136,9	Institut f. Haustierkunde
7079		26 400	131,3	Institut f. Haustierkunde
7224	30 000	145,4	Institut f. Haustierkunde	
7233	32 700	156,9	Institut f. Haustierkunde	
8123	23 200	128,2	Institut f. Haustierkunde	
9263	26 200	144,0	Institut f. Haustierkunde	
9264	29 700	124,5	Institut f. Haustierkunde	
9515	32 600	153,5	Institut f. Haustierkunde	
9991	23 300	132,5	Institut f. Haustierkunde	
—	O <sub>3</sub> O <sub>3</sub> +O	27 000	139,0	Institut f. Haustierkunde
—		11 500	132,0	Institut f. Haustierkunde
Klatt		48 000	148,0	Rußland
Klatt		48 000	150,0	Rußland
Klatt		48 000	168,0	Rußland
Klatt		50 000	160,0	Niedersachsen
Oboussier		39 400	162,0	—
Oboussier		41 000	152,0	—
Oboussier		30 000	141,0	—
Oboussier		27 000	152,0	—
<i>Canus lupus f. familiaris (Pudel)</i>				
3966	O <sub>3</sub> O <sub>3</sub> +O	25 500	96,0	Institut f. Haustierkunde
4355		16 500	88,60	Institut f. Haustierkunde
4356		17 700	88,90	Institut f. Haustierkunde
4357		18 850	93,40	Institut f. Haustierkunde
4358		17 050	103,00	Institut f. Haustierkunde
4764		19 800	101,00	Institut f. Haustierkunde
6552		18 000	89,10	Institut f. Haustierkunde
6559		23 000	86,50	Institut f. Haustierkunde
6585		24 000	89,20	Institut f. Haustierkunde

Tabelle (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Sex	Körpergewicht g	Hirngewicht g	Herkunft
<i>Canis lupus f. familiaris</i> (Pudel)				
6586	♀	19 000	87,75	Institut f. Haustierkunde
7119		18 600	90,50	Institut f. Haustierkunde
7120		17 600	85,00	Institut f. Haustierkunde
7121		22 100	103,20	Institut f. Haustierkunde
7122		18 000	95,40	Institut f. Haustierkunde
7172		23 000	93,50	Institut f. Haustierkunde
7173		18 350	89,10	Institut f. Haustierkunde
7223		16 200	83,90	Institut f. Haustierkunde
7231		23 500	93,10	Institut f. Haustierkunde
7236		18 000	100,30	Institut f. Haustierkunde
8133		19 800	86,20	Institut f. Haustierkunde
9990		22 500	86,60	Institut f. Haustierkunde
9995		20 000	91,30	Institut f. Haustierkunde
Wopu N 1				
4770	♀	26 400	114,59	Institut f. Haustierkunde
4963		27 000	124,00	Institut f. Haustierkunde
4964		28 600	125,90	Institut f. Haustierkunde
4965		28 700	114,20	Institut f. Haustierkunde
7168		19 100	90,75	Institut f. Haustierkunde
7169		19 000	110,70	Institut f. Haustierkunde
7170		18 400	106,50	Institut f. Haustierkunde
7232		21 100	111,65	Institut f. Haustierkunde
7546		23 400	122,40	Institut f. Haustierkunde
7808		31 000	113,50	Institut f. Haustierkunde
7809		18 800	95,30	Institut f. Haustierkunde
7810		22 700	109,70	Institut f. Haustierkunde
7811		29 700	117,00	Institut f. Haustierkunde
7812		22 800	113,60	Institut f. Haustierkunde
8125		28 300	124,00	Institut f. Haustierkunde
8126		23 800	120,20	Institut f. Haustierkunde
8837		18 900	110,10	Institut f. Haustierkunde
8838		13 000	111,17	Institut f. Haustierkunde
9087		24 300	127,00	Institut f. Haustierkunde
9088		24 300	110,08	Institut f. Haustierkunde
9089		27 300	123,50	Institut f. Haustierkunde
9090		29 700	120,00	Institut f. Haustierkunde
9859		23 000	114,50	Institut f. Haustierkunde
9860		19 800	102,32	Institut f. Haustierkunde
9861		23 200	92,70	Institut f. Haustierkunde
9862		20 500	104,70	Institut f. Haustierkunde
9863		28 600	122,00	Institut f. Haustierkunde
Wopu N 2				
7422	♀	34 000	128,40	Institut f. Haustierkunde
7223		30 000	122,24	Institut f. Haustierkunde
7424		27 000	106,70	Institut f. Haustierkunde
7421		25 000	115,04	Institut f. Haustierkunde
7542		27 500	111,51	Institut f. Haustierkunde
75550		23 300	103,50	Institut f. Haustierkunde
7551		24 800	118,25	Institut f. Haustierkunde
7552		26 700	112,02	Institut f. Haustierkunde
7553		25 000	113,32	Institut f. Haustierkunde
7569		29 700	120,80	Institut f. Haustierkunde
7570		24 800	107,90	Institut f. Haustierkunde

Tabelle (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Sex	Körper- gewicht g	Hirn- gewicht g	Herkunft
Wopu N 2				
7572	♀	30 100	123,54	Institut f. Haustierkunde
7573	♀	38 250	134,59	Institut f. Haustierkunde
7574	♀	26 000	112,29	Institut f. Haustierkunde
7799	♀	20 500	96,63	Institut f. Haustierkunde
7800	♀	25 000	111,41	Institut f. Haustierkunde
7801	♀	28 800	109,02	Institut f. Haustierkunde
7802	♀	29 400	111,50	Institut f. Haustierkunde
7803	♀	26 000	117,95	Institut f. Haustierkunde
7804	♀	26 500	113,25	Institut f. Haustierkunde
7805	♀	25 800	107,15	Institut f. Haustierkunde
7806	♀	23 300	102,93	Institut f. Haustierkunde
7807	♀	27 100	127,30	Institut f. Haustierkunde
7915	♀	23 000	119,40	Institut f. Haustierkunde
7916	♀	27 100	121,00	Institut f. Haustierkunde
8107	♀	20 400	102,50	Institut f. Haustierkunde
8108	♀	20 800	97,25	Institut f. Haustierkunde
8109	♀	27 900	103,08	Institut f. Haustierkunde
8110	♀	26 500	104,50	Institut f. Haustierkunde
8111	♀	32 600	141,00	Institut f. Haustierkunde
8112	♀	25 100	131,00	Institut f. Haustierkunde
8113	♀	22 600	115,00	Institut f. Haustierkunde
8114	♀	26 100	117,62	Institut f. Haustierkunde
8115	♀	17 100	112,08	Institut f. Haustierkunde
8116	♀	28 700	128,00	Institut f. Haustierkunde
8117	♀	32 900	143,10	Institut f. Haustierkunde
8118	♀	20 500	100,69	Institut f. Haustierkunde
8119	♀	20 200	116,22	Institut f. Haustierkunde
8120	♀	23 900	112,68	Institut f. Haustierkunde
9081	♀	20 000	97,00	Institut f. Haustierkunde
9082	♀	28 600	109,00	Institut f. Haustierkunde
9083	♀	19 400	97,10	Institut f. Haustierkunde
9084	♀	26 100	118,95	Institut f. Haustierkunde
9568	♀	28 400	115,00	Institut f. Haustierkunde
9569	♀	19 500	97,70	Institut f. Haustierkunde
9570	♀	28 300	120,00	Institut f. Haustierkunde
9571	♀	22 400	102,50	Institut f. Haustierkunde
9572	♀	25 400	127,50	Institut f. Haustierkunde
9573	♀	32 900	126,00	Institut f. Haustierkunde
9574	♀	24 900	115,00	Institut f. Haustierkunde
9578	♀	19 400	107,00	Institut f. Haustierkunde
9579	♀	28 400	100,30	Institut f. Haustierkunde
9580	♀	14 100	93,00	Institut f. Haustierkunde
9581	♀	23 000	113,50	Institut f. Haustierkunde
9582	♀	16 900	88,60	Institut f. Haustierkunde

29,8%, Frettchen (SCHUMACHER 1963) 26%, Hauskatze (RÖHRS 1955) 25%, Lama und Alpaka (HERRE und THIEDE 1965) 25%, Hauskaninchen (nach CHOINOWSKI berechnet) ca. 11%, Albinoratte (EBINGER 1970) 8,8%. Für die Albinomaus wiesen FRICK und NORD (1963) nach, daß keine Reduktionen des Hirngewichts auftreten. Diese Zusammenstellung läßt vermuten, daß die Cerebralisationshöhe bzw. die Evolutionshöhe des Gehirns, feststellbar an der Neocortexentwicklung, und artspezifische Besonderheiten ausschlaggebend sind für das Ausmaß der Reduktion, und somit die Stärke der Hirngewichtsabnahme artspezifisch ist. Betroffen werden sinnesorganabhän-

gige Zentren und funktionelle Systeme (KRUSKA 1970). Nach den bisherigen Feststellungen zeigen niedriger cerebralisierte Gehirne quantitativ nicht die gleich starken Verluste, wie die höherentwickelten. Das Minimum an Hirngröße auch unter Domestikationsbedingungen dürfte in diesen Fällen früher erreicht werden. Es stellt sich die Frage, welche Hirnabschnitte die stärksten Einbußen erleiden. Aus früheren Untersuchungen ist bekannt, daß das Telencephalon die größten quantitativen Verluste erleidet. Es folgen Diencephalon und Cerebellum mit ähnlich starken Reduktionen, während Mesencephalon und Medulla oblongata in viel geringerem Ausmaß durch die Domestikation beeinflußt werden. Es wurde weiterhin innerhalb des Telencephalons eine Aufgliederung in Neocortex und restliches Endhirn vorgenommen; beide Abschnitte wurden getrennt ausgewertet. Dabei zeigte sich, daß der Neocortex bedeutend größere Reduktionen aufwies, als das restliche Endhirn. Deshalb nahm man bisher an, daß das phylogenetisch jüngste Gebiet des Gehirns, der Neocortex, die größten Reduktionen aufweist. KRUSKA (1970) wies bei Schweinen für den Schizocortex (39,5 %) und den Archicortex (39,0 %) die prozentual höchsten Reduktionen nach, erst dann folgte der Neocortex mit 36,1 %. Die Auswertung der Wolfs- und Pudelgehirne ist daher von speziellem Interesse, um zu klären, ob bei allen domestizierten Arten im Prinzip dieselben Gebiete betroffen werden und somit eine gewisse Regelmäßigkeit nachgewiesen werden kann, oder ob der Arttypus eines Gehirns und der Modus der Domestikation ausschlaggebend sind, so daß je nach Art gleichwertige funktionelle Systeme unterschiedlich durch die Domestikation beeinflußt werden.

Die Bastardgenerationen  $N_1$  und  $N_2$ , die durch ihr intermediäres Verhalten bzw. die Aufspaltung<sup>2</sup> auf die Vererbbarkeit von Hirneigenschaften eindeutig hinweisen, werfen weitere Fragen auf. Es bleibt hier zu klären, ob in der  $N_1$ -Generation die einzelnen Regionen gleichmäßig intermediär verändert werden oder ob Differenzen für die entsprechenden Gebiete auftreten: Einfluß von Wolf bzw. Pudel. In der  $N_2$ -Generation wird sich dieser Fragenkomplex vervielfachen. Es könnten im unteren Gewichtsbereich die pudelähnlichen, im oberen Gewichtsbereich die wolfsähnlichen Gehirne liegen (vgl. Abb. 3). Infolge der vorliegenden Aufspaltung und damit auftretenden Rekombinationsmöglichkeiten sind zahlreiche Varianten möglich, wie es sich schon im Habitus der Tiere widerspiegelt.

### Zusammenfassung

Die Domestikation bewirkt bei fast allen Vertebraten eine Reduktion des Hirngewichtes; diese ist zum Teil modifikatorisch bedingt und zum Teil genetisch fixiert. Die Hirngewichts-Körpergewichtsbeziehungen bei Wölfen und Pudeln sowie deren Bastarden 1. und 2. Kreuzungsgeneration werden dargestellt. Das Material besteht aus den Daten von 45 Wölfen, 22 Pudeln, 27 Wolfspudeln  $N_1$  und 55 Wolfspudeln  $N_2$ . Wölfe und Pudel sind je einer Allometriergeraden (Ellipsenhauptachse) zugeordnet, die gleichen Anstieg ( $a = 0,22$ ), aber differente Lagen (Wolf  $\log b = 1,1556$ ; Pudel  $\log b = 1,0021$ ) aufweisen. Die Differenz der  $b$ -Werte gibt Auskunft über die Stärke der Reduktion der Hirngröße von Wolf zum Pudel; sie beträgt 29,8 %.

Die 1. Kreuzungsgeneration — Wolfspudel  $N_1$  — ist gekennzeichnet durch eine Gerade ( $a = 0,22$   $\log b = 1,0747$ ), die intermediär zu denen von Wolf und Pudel liegt, mit schwacher Annäherung an die Pudelgerade. Die prozentuale Hirngrößen-Differenz zwischen Wolf und Wopu beträgt 16,3 %, zwischen Pudel und Wopu 12,9 %.

Für die 2. Kreuzungsgeneration  $N_2$  ergab die Berechnung der Allometriergeraden einen erheblich steileren Anstieg ( $a = 0,46$ ). Es erfolgt in dieser Generation eine Aufspaltung, die sich in einer starken Variabilität des Hirngewichts und des Körpergewichts zeigt. Es werden

<sup>2</sup> Betrifft auch äußere Gestalt und Verhalten.

aber offensichtlich nicht alle Rekombinationsmöglichkeiten verwirklicht. Eine genauere Aussage über die Erbllichkeit von Hirnstrukturen kann erst die cytoarchitektonische Analyse der Gehirne erbringen.

### Summary

#### *Brainweight and Bodyweight correlation in wolves and poodles and in their crossbreeding generation $N_1$ and $N_2$*

In nearly all vertebrates domestication effects a reduction of brainweight. This reduction presumably is due to modifications as well as to genetic factors. The brainweight and bodyweight relationships from wolf and poodle and their crossbreedings of two generations ( $N_1$  and  $N_2$ ) are described. The material includes the data 45 wolves, 22 poodles, 27 wolf-poodles  $N_1$  and 55 wolfpoodles  $N_2$ . The allometric lines for wolves and poodles are parallel and have a rise of  $a = 0,22$ . The  $b$ -values however are different (— wolf:  $\log b = 1.1556$ ; poodle:  $\log b = 1.0021$  —). This difference of 29,8% is the expression of the brainweight reduction from wolf to poodle. The allometric line for the 1. crossbreeding generation — wolfpoodle  $N_1$  — has the values  $a = 0,22$ ,  $\log b = 1.0747$ . It lies nearly intermediate to that from wolf and poodle. It is slightly closer to the poodle-line. The difference in brainweight between wolf and wolfpoodle  $N_1$  is 16,3%, between poodle and wolfpoodle  $N_1$  12,9%. The allometricline for the 2<sup>nd</sup> crossbreeding generation is steeper ( $a = 0,46$ ) than the other lines. High variability in brainweight and bodyweight are expression of the geneticsplitting in this generation. The values in this generation indicates, that only few of possible recombinations are realized. Statements on the heridity of brain structures will only be possible after detailed cytoarchitectonic analyses of the brains.

### Literatur

- FRICK, H., und NORD, H. J. (1963): Domestikation und Hirngewicht. *Anat. Anz.* **113**, 307—142.
- HERRE, W. (1963): Neues zur Umweltbeeinflussbarkeit des Säugetiergehirnes. *Naturwissenschaftl. Rdsch.* **16**, 9, 359—364.
- (1966): Einige Bemerkungen zur Modifikabilität, Vererbung und Evolution von Merkmalen des Vorderhirns bei Säugetieren. In: "Evolution of the forebrain" Thieme, Stuttgart, 162—174.
- (1964): Demonstration im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel, insbesondere von Wildcaniden und Canidenkreuzungen (Schakal/Coyote  $F_1$ - und  $F_2$ -Bastarde sowie Pudel/Wolf-Kreuzungen. *Verhdl. d. Dtsch. Zool. Ges. S.* 622—635.
- HERRE, W., und THIEDE, U. (1965): Studien an Gehirnen südamerikanischer Tylopoden. *Zool. Jb. Anat.* **82**, 155—176.
- HERRE, W., und RÖHRS, M.: Domestikation und Stammesgeschichte. In: „Evolution der Organismen“, Fischer, Stuttgart. 2. Auflage in Vorbereitung.
- HÜCKINGHAUS, F. (1965): Craniometrische Untersuchungen an verwilderten Hauskaninchen von den Kerguelen. *Z. wiss. Zool.* **171**, 181—196.
- KLATT, B. (1912): Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. *S. H. Ges. Naturf. Frd.*, Berlin, 153—179.
- (1921): Studien zum Domestikationsproblem. *Untersuchungen an Hirnen. Bibl. Genet.* **2**, Leipzig, 1—181.
- (1932): Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. *Jena. Z. Naturw.* **67**, 452—468.
- KRUSKA, D.: Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. *Diss. Institut für Zoologie; im Druck.*
- RÖHRS, M. (1955): Vergleichende Untersuchungen an Wild- und Hauskatzen. *Zool. Anz.* **155**, 53—69.
- (1961): Biologische Anschauungen über Begriff und Wesen der Domestikation. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.* **76**, 7—23.
- SCHUMACHER, U. (1963): Quantitative Untersuchungen an Gehirnen mitteleuropäischer Musteliden. *J. Hirnforsch.* **6**, 137—163.
- SCHULTZ, W. (1969): Zur Kenntnis des Hallstromhundes (*Canis hallstromi*, Troughton, 1957), *Zool. Anz.* **183**, 1/2, 47—72.

- STEPHAN, H. (1954): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. II Die Oberfläche des Allocortex bei Wild- und Hausformen von *Epimys norvegicus* Erxl. Morph. Jb. **93**, 425—471.
- (1954): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Z. Bl. **73**, 95—115.
- STOCKHAUS, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. System und Evol. Forsch. **3**, 157—258.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. WOLFGANG WEIDEMANN, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3 Hannover, Bischofsholer Damm 15

## Funktion und Form der Säugerzähne I

### Thegosis, Usur und Druckusur

Von RONALD G. EVERY und WALTER G. KÜHNE

*Eingang des Ms. 10. 8. 1969*

Die Beobachtungen über die Funktion und den Verbrauch der Säugerzähne und besonders der Molaren durch R. G. EVERY sind seit einigen Jahren einer Reihe von Forschern fossiler Mammalia bekannt und beginnen *commune bonum* zu werden. Aus verschiedenen Gründen ist bisher eine grundlegende Darstellung der Thegosis durch den ersten Autor (E.) noch nicht erfolgt. Nach längeren Besuchen desselben in den Universitäten Chicago und Yale hat der zweite Autor (K.) das Privileg gehabt, mit Dr. EVERY ein halbes Jahr in Berlin arbeiten zu können. Bei dieser Gelegenheit hat Dr. EVERY die Arbeitsgruppe des Berliner Lehrstuhls für Paläontologie von seinen wichtigen Beobachtungen in Kenntnis gesetzt, wofür der zweite Autor an dieser Stelle in aller Form dankt. Was der zweite Autor hier von Dr. EVERYs Beobachtungen bringt, ist nur ein kleiner, wenn auch wesentlicher Teil des Komplexes, der in EVERYs Terminologie als Thegosis gefaßt wird.

Der Vorstellung, daß der Säugerzahn einem „Abnutzungsprozeß“ unterliegt, entspricht die ständige Massenminderung durch Zahngebrauch. Weshalb dieser Abnutzung keine kontinuierliche Funktionsminderung entspricht, wurde durch EVERY entdeckt. Ihm verdanken wir den Nachweis der überraschenden Tatsache, daß ein Säugerzahn lebenslang geschärft und abgestumpft werden kann, das heißt, daß es aktiven und passiven Zahnverbrauch gibt. Aktiver Zahnverbrauch erfolgt durch Zahn-auf-Zahn-Kontakt.

Die vorliegende Arbeit erbringt den Beweis für die Richtigkeit der Beobachtungen EVERYs, indem an einem Molaren zwei Gebrauchsspuren verschiedener Gestalt und verschiedener Entstehung demonstriert werden.

Die Vorstellung, daß die für den Säuger lebenswichtige Zahnschmelzsubstanz durch das Individuum selber — und zwar quasi nutzlos — verbraucht wird, ist freilich nicht naheliegend. Würde jedoch der Schleifakt — die Thegosis — nicht bei Säugern vorkommen, könnten die durch einen solchen Akt entstandenen Facetten auch nicht vorhanden sein.

Thegosis —  $\theta\eta\gamma\omega\varsigma\iota\zeta$  — vom Griechischen Schleifen, ist der Zahnverbrauch, der mit der Usur (nach EVERY auf englisch attrition) ein durch Korrelation verbundenes Begriffspaar darstellt. Thegosis ist der einseitige Kontakt der Bezahnung, bei dem obere

und untere occludierende Zahnflächen geschärft werden. Thegosis ist ein, besonders bei Säugetieren auftretender Schärfakt, der zur Bildung von Schneidkanten führt. Usur, die Folge des Zahngebrauches bei der Zerkleinerung der Nahrung, ist ein Abstumpfungsvorgang, der zur Verrundung von Schneidkanten führt. Thegosis und Usur folgen aufeinander, so lange ein Säugerzahn bzw. eine Säugerbezaahnung funktioniert. Beide sind leicht an Facetten bzw. Verrundungen der Gebrauchsfläche des Zahnes zu erkennen und zu unterscheiden. Thegosis erfolgt unbewußt.

Jeder Kontakt zwischen Zahn und Nahrung führt zur Verrundung, zum Stumpfwerden der Zahnformen. Wo immer Scher- oder Schneidkanten vorhanden sind, verdanken sie ihre lebenslängliche Existenz nicht der ontogenetisch angelegten Zahnform, sondern der Thegosis. Zahnverbrauch muß auf Grund des vorher Gesagten in aktiven Zahnverbrauch durch Thegosis und passiven Zahnverbrauch durch Usur (attrition = Zahn-Nahrungskontakt) differenziert werden.

Die phylogenetischen Anfänge der Thegosis liegen im Schleifkontakt der Innenseite der Oberkieferbezaahnung mit der Außenseite der Unterkieferbezaahnung bei orthaler Kieferbewegung. Es ist wahrscheinlich, daß eine Anzahl von Reptilien entsprechende Schleifspuren an den Zähnen erkennen lassen. Bevor aus solcher sekundären Folge der Kieferbewegung und des Zahnverbrauchs Thegosis wird, müssen einige Voraussetzungen realisieren:

1. Der Schmelz muß dicker werden als er es im allgemeinen bei Reptilien ist<sup>1</sup>.
2. Im Gebiet der durch Thegosis geschärften Zähne muß Zahnwechsel unterbleiben, der die Phalanx der Zähne durch Lücken unterbrechen würde (dieser Zustand ist bereits bei Therapsiden der Trias realisiert).
3. Mesiale Wanderung (englisch „mesial drift“) muß für lebenslänglichen Kontakt der durch Thegosis geschärften Zähne sorgen, sie ist die Ursache der Druckusur („interdental wear“, auf Grund eines Vorschlages von Prof. A. E. W. MILES, London) an den Berührungsflächen der Elemente einer Zahnreihe (Druckusur findet sich auch bei dem Ornithischier *Stegosaurus* nach unserer Beobachtung). Mesiale Wanderung garantiert die Bedingungen, unter denen allein Thegosis mehrerer Zähne erfolgen kann: das Einpassen durch Thegosis entstandener Zahnflächen erfolgt ausschließlich durch

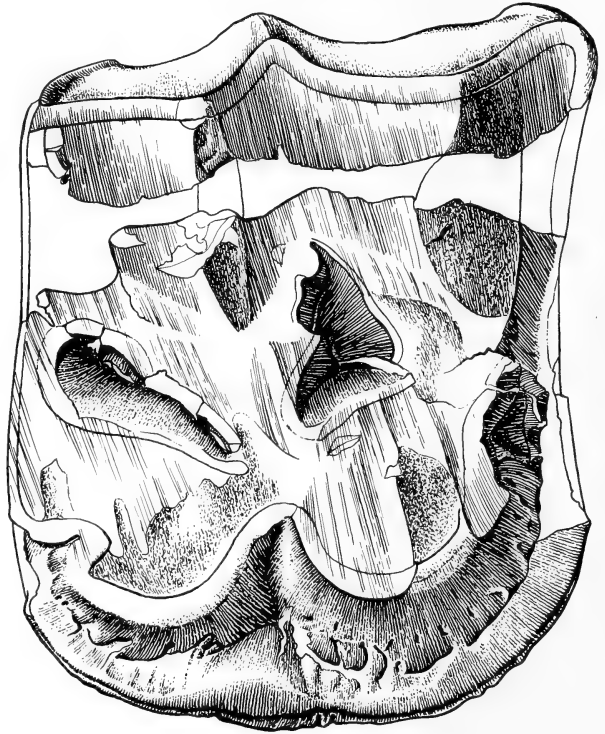


Abb. 1. *Palaeotherium* sp., Obereozän von Sosis, Katalonien. M<sup>1</sup> dex. x 3,5, del. P. BERNDT

<sup>1</sup> Sauropode Dinosaurier haben Schmelz, der maximal 0,5 mm dick ist.



sie, und ein Nicht-Passen durch mögliches Auseinanderweichen der Zahnphalanx unterbleibt.

4. Die Zahnform muß es erlauben, daß der Schärffakt zur Entstehung von Schneidkanten führt — das ist beim im Querschnitt runden oder biconvexen Reptilzahn nur bedingt möglich, dagegen beim Trigon und Trigonid aufweisenden Zahn primitiver Säuger unbedingt der Fall.
5. Eine ausschließlich orthale Kieferbewegung, die beidseitig simultan funktioniert, muß einer einseitig wirkenden Kieferbewegung weichen (wie bei primitiven Säugern) oder — vom Tertiär an — einer gleitenden oder schwingenden. Im



Abb. 2. *Palaeotherium* sp., Obereozän von Sosis, Katalonien.  
x 7,5, del. P. BERNDT

ersten Fall ist die lockere Symphysis mandibulae die *conditio sine qua non*, im letzteren ist die sekundär wieder starre Symphysis mandibulae der Regelfall. Auch eine orthale Kieferbewegung mit senkrechten Thegosisflächen ist bei rezenten und tertiären Säugern möglich, z. B. bei Felidae.

Thegosis bewirkt ebene oder einfach gekrümmte, scharf begrenzte Flächen, die in einer Schneidkante enden. Durch Thegosis entstandene Flächen sind von parallelen Riefen (Striae) bedeckt, die durch Bewegung von Zahn auf Zahn unter Druck entstehen.

Obwohl unzählige Zeichner an rezenten und fossilen Zähnen die Thegosisstriae beobachtet haben müssen, kamen diese offenbar nie zur graphischen Darstellung<sup>2</sup>; ihre Signifikanz wird in der vorliegenden Arbeit erwiesen. EVERY hat die Thegosis zuerst bei *Homo sapiens* beobachtet. Obwohl *Homo* bunodont ist, erfolgt auch bei ihm, wie bei den meisten bunodonten und herbivoren Säugern, Thegosis. Ausgerüstet mit einer Abdruckmasse wie Rasierseife, Plastilin, Paraffin- oder Bienenwachs etc., ist jeder Mensch in der Lage, Negative seiner eigenen Thegosisflächen herzustellen und sich bei geeigneter optischer Vergrößerung von der Riefung der Thegosisflächen zu überzeugen.

Die einfach gekrümmten Thegosisflächen werden durch die Usur — dem Kontakt Nahrung-Zahn — zerstört. Usurflächen sind mehrfach gekrümmt, napf- oder buckelförmig. Sie verklingen unmerklich an Zahnflächen, die der Usur nicht unterliegen, und zeigen mikroskopisch ein wirres Muster von gekrümmten Kratzern. Verrundung der

<sup>2</sup> Diese Aussage verlangt eine Einschränkung; BUTLER und MILLS (1959) stellen die Thegosisstriae von *Oreopithecus* dar.

Kanten und Politur der Flächen ist das Charakteristikum der Usur. Ein spätes Stadium der Usur läßt ein Herausragen gerundeter Schmelzrippen im ausgehöhlten Dentin erkennen. Diesem Stadium folgt zeitlich Thegosis, die neben der Herstellung der Schneidkanten eine Egalisierung der von Schmelz und Dentin gebildeten Gebrauchsfäche des Zahnes bewirkt. Die Auslöschung der Thegosisfläche durch die Usurfläche und umgekehrt erfolgt partiell. Die Usur, die dem Thegosisakt unmittelbar folgt, superponiert ungerichtete Gebrauchskratzer auf die parallelen Striae der Thegosis.

Die Oberkiefermolaren des obereozänen *Palaeotherium*, Ordnung Perissodactyla von Sosis (Katalonien) zeigen Thegosis und Usur mit großer Deutlichkeit. Die Außenseite von Paracon und

Metacon wird von einer senkrechten Schmelzwand gebildet, die durch Thegosis horizontal abgeschnitten und angeschärft ist. Sie bildet die Hauptschneidkante des Zahnes (Abb. 1). Der Protocon (Abb. 2, 3) zeigt an seiner lingualen Seite auf einer kleinen Partie Usur. Hier überragt die gerundete Schmelzleiste das weichere und rascher verbrauchte Dentin. Hinter und vor ihr ist das Dentin durch Thegosis gerieft, und der Schmelz – mit weniger deutlichen Riefen wegen seiner Härte – ist auf dasselbe Niveau wie das Dentin gebracht. Zwar liegt die Hauptschneidkante des Zahnes buccal, aber wo Thegosis den Protocon erfaßt hat, bildet sich zwischen der verrundeten Innenwand und der horizontalen Thegosisfläche des Protocons eine deutliche Kante.

Der dritte Terminus der Überschrift – Druckur – ist nicht nur ein Modus mechanischen Zahnverbrauchs, sondern, wie oben schon dargelegt, eine wesentliche Komponente der durch Thegosis funktionsfähig, d. h. scharf erhaltenen Säugerbezaehlung. Das mikroskopische Bild der Druckur wird nicht durch lineare Elemente, wie bei Usur und Thegosis bestimmt, sondern durch unregelmäßig runde Vertiefungen und Erhabenheiten. Druckur beginnt punktförmig an der Kontaktfläche zweier hintereinanderstehender Zähne im Moment des Funktionsbeginns derselben. Die Facetten der Druckur wachsen mit dem Altern des Individuums derart, daß nicht nur eine Verkürzung der von der mesialen Wanderung betroffenen Gebißteile erfolgt, sondern auch der Schmelz durchgescheuert werden kann. Druckur erfolgt durch Kontakt von Zähnen,



Abb. 3. *Palaeotherium* sp., Obererozän von Sosis, Katalonien. x 7. PHOTO: J. SEIFERT

Das in Abb. 2 und Abb. 3 dargestellte Protocon zeigt in der Mitte eine Insel usierter Zahnoberfläche mit Politur und Reliefbildung zwischen Schmelz und Dentin. Vor und hinter dieser Insel ist die Zahnoberfläche durch Thegosis gebildet. Der Reliefunterschied zwischen Schmelz und Dentin ist ausgelöscht. Die Fläche ist gerieft (striat), zwischen Thegosis- und Usurfläche bilden sich in Schmelz und Dentin scharfe Kanten.

die sich beim Gebrauch unabhängig voneinander in ihrer Alveole bewegen. Diese Bewegung ist nicht nur vertikal. Druckusur als Folge der mesialen Wanderung zeigt sich in integrierten Teilen der Bezahnung auch da, wo keine Thegosis erfolgt oder erfolgen kann, z. B. bei den Incisiven der Bovidae und Cervidae.

Bovidae und Cervidae besitzen ein großes Diastema und eine postcanine Bezahnung, die wesentlich stärker integriert ist, als etwa die von *Ursus*. Nur die Tatsache, daß die, die Thegosis bewirkende Kieferbewegung hier fast horizontal ist, erlaubt die Integration von Praemolaren, die während der Jugend gewechselt werden und von Molaren, die addiert werden, zu einer Zahnatterie. Hier sind nicht Keile in Occlusion wie bei Trigon und Trigonid der primitiven Säuger, sondern leicht gewinkelte, fast horizontale Flächen mit einer Vielzahl von vertikalen Schmelzrippen.

Die Druckusur tritt verständlicherweise bei Ornithischia auf, die eine Zahnatterie besitzen, z. B. *Iguanodon*; bei sauropoden Saurischia tritt sie auf, wo offenbar langlebige Raffzähne eine integrierte homodonte Bezahnung bilden, z. B. bei *Camarosaurus*, wo die Zähne imbrizieren, sowie bei *Brachiosaurus*.

Da die Spuren der Thegosis nur unmittelbar nach dem in größeren zeitlichen Intervallen erfolgenden Schärfakt zu sehen sind und sogleich der allmählichen Auslöschung durch Usur unterliegen, sind einige günstige Umstände nötig, um Thegosis nachweisen zu können.

Günstige Faktoren sind Größe der Zähne, direktes Licht für die Beobachtung und vor allem Tod nach oder kurz nach erfolgter Thegosis. Ungünstige Faktoren, die die Spuren der Thegosis verwischen, sind der postmortale Transport, bei dem Abschleiß oder Abrollung erfolgt, und das Anbringen eines Lacküberzuges bei Fossilien. Fossilien aus Kohleablagerungen sind daher prädestiniert, Thegosis zu bewahren. Es gibt allerdings Regionen, wo der zweite Autor stets Thegosis wahrgenommen hat, z. B. bei  $M_3$  von *Equus*.

Seit etwa 10 Jahren mehren sich Arbeiten über die Funktion von Zahn und Bezahnung. Der Standpunkt der einzelnen Autoren ist verschieden; er mag physiologisch, anatomisch, medizinisch oder paläontologisch sein. Dementsprechend sind die Aussagen verschieden, oder sie gleichen sich auch bis auf signifikante Einzelheiten. Zu dieser Diskussion, an der sich vor allem BUTLER, MILLS, HIEMAE und kürzlich CROMPTON und HIEMAE beteiligt haben, liefert die vorliegende Arbeit einen Beitrag.

### Zusammenfassung

Zahnabnutzung oder Zahnverbrauch bei Säugern wird gegliedert in aktive Thegosis, passive Usur und Druckusur zwischen benachbarten Zähnen. Durch Thegosis werden Schneidkanten aktiv geschärft, bei Usur werden Schärfen und Kanten abgerundet. Thegosis erfolgt durch Kontakt der Bezahnung eines Unterkieferastes mit der eines Oberkiefers.

### Summary

#### *Function and Form of Mammalian Teeth I*

Wear of mammalian teeth is analyzed; it consists a. of active Thegosis by means of contact of lower and upper teeth of one side, producing striated surfaces and cutting edges; b. of attrition — that is food-tooth contact — which wears off cutting edges and produces round and polished surfaces and c. interdental wear between adjoining teeth, pressed together by mesial drift.

### Literatur

- BUTLER, P. M. (1952): The milk molars of *Perissodactyla* with remarks on molar occlusion. — Proc. Zool. Soc. Lond. **121**, p. 777—817.  
— and MILLS, J. R. E. (1959): A contribution to the odontology of *Oreopithecus*. — Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Geology, **4**, 1, p. 1—26.

- CROMPTON, A. W., and HIEMAE, K. (1969): How mammalian molar teeth work. — *Discovery* 5, 1, p. 23—34.
- EVERY, R. G. (1965): The teeth as weapons. — *Lancet*, p. 685—688.
- HIEMAE, K. S. (1965): Mechanisms of mandibular movement in the rat. — *J. dent. Res.*, 44, 1178.
- MILLS, J. R. E. (1964): The dentition of *Peramus* and *Amphitherium*. — *Proc. Linn. Soc.*, London 175, 2, p. 117.
- (1966): The functional occlusion of the teeth of Insectivora. — *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47, p. 1—24

*Anschrift der Verfasser:* Dr. RONALD G. EVERY, Zoological Department, University of Canterbury, Christchurch / New Zealand und Prof. Dr. W. G. KÜHNE, Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität Berlin 33, Schwendenerstraße 8

## Variation and Correlation in the Genital Bones of Ranch Mink

By CHARLES A. LONG and LINDA R. SHIREK

*Eingang des Ms. 15. 2. 1970*

### Introduction

Form, function and variability of the genital bones in mammals have received scant investigation (LONG and FRANK 1968). Aside from studies on bacular development in respect to aging (ELDER 1951; LECHLEITNER 1954; PAUL 1968), variation of the genitalia in the mink (*Mustela vison*) has been scarcely investigated. LONG and FRANK (1968) reported a coefficient of variation of  $5.1 \pm 1.3$  for length of the baculum, based on a small sample of eight bones, and described the specialization and form of the mink baculum in relation to that of some other Mustelidae. LONG (1969a) described the gross morphology of the mink penis. Ranch mink provide an excellent opportunity to study phenotypic variability of bacula of given age. Furthermore, the environmental component of variation is controlled by similar environments. In this investigation the variation and correlation of dimensions and weight in large samples of bacula of ranch mink are discussed. The only description of an os clitoridis in the *Mustela* is that for *M. sibirica* by SIMOKAWA (1938), „kleiner, beinahe zylindrischer Clitorisknochen“ 0.3 mm in length and somewhat pointed at both ends. We describe below the minute mink os clitoridis, its frequency of occurrence in our sample, and its remarkable variation. This vestigial structure may be the most variable bone so far known to science.

### Methods

Fifty-nine penises from adult ("approximately one year old) mink obtained in November 1966, and March 1967, and forty penises obtained in January 1969, from Barr's Mink Ranch, Greenwood, Wisconsin, were boiled in ammonia hydroxide, and cleaned of the softened flesh. The 59 bacula were uniformly dried and then weighed on a Top Balance accurate to 0.0001 g. Dial calipers accurate to 0.02 mm were used to measure tip-to-base length, length of the „handle“ (base), and widths of the tip and handle. One angular measure proportional to the sharp bend of the baculum was obtained by the method of LONG and FRANK (1968). No significant differences (0.05 level) were observed in the two samples making up the 59 bones, and

they were lumped. Coefficients of variation (cv's) and correlation ( $r$ 's) were determined for these measurements and weights. Inasmuch as several  $r$ 's were negative and approached significance, another sample of bacula (40 bones) was measured, and four  $r$ 's were determined from the total sample of 99 bones. In January 1968, fifty female mink were collected; each clitoris was stained with alizarin red and KOH, cleared in glycerin, and dissected to determine the presence of an os clitoridis.

## Results and Conclusions

Table 1 shows the mean measurements and coefficients of variation. The CV of tip-to-base length (4.08) is comparable to other normal mammalian variations (LONG 1969b). Variations of the length and breadth of the handle are similar and very high. The

Table 1

### Mean measurements and coefficients of variation ( $\pm$ standard error) of the baculum of ranch mink, in mm

The sample of 99 bacula includes two subsamples that differ in some mean measurements, probably because the mink in one were slightly immature.

	Length Tip-to- base	Length handle	Breadth handle	Breadth tip	Angle, tip and basal shaft	Weight dry g
Mean (N, 59)	45.45	4.68	1.95	2.03	13.25	.293
Coefficient of variation (N, 59)	4.08 $\pm .38$	15.70 $\pm 1.4$	15.23 $\pm 1.4$	9.06 $\pm .83$	12.89 $\pm 1.2$	10.92 $\pm 1.0$
Mean (N, 99)	44.60	4.10	1.78	1.98	13.72	—
Coefficient of variation of all bacula (N, 99)	4.89 $\pm .11$	23.7 $\pm .53$	18.8 $\pm .42$	9.4 $\pm .21$	14.1 $\pm .3$	—

variation of the breadth of the tip (9.06) is high but comparable to that of other bacula discussed by LONG and FRANK (1968). The CV of the weight (10.92) is high but significantly less than that (16.2) we calculated from Elder's data (1951) on adult ranch mink. Both values compare favorably with the CV for weight of the raccoon baculum (15.5) reported by LONG and FRANK (1968).

Correlation coefficients are shown in Table 2. As expected, weight and length are strongly correlated. Weight also correlates significantly with the breadth of the tip and of the base but not with the length of the base. The length correlates significantly with the breadth and length of the handle. The angle correlates negatively with all measurements, but the  $r$ 's do not differ significantly from zero. The breadth of the tip correlates significantly with the length of the handle but not with its breadth. The breadth of the handle is negatively correlated with its length, but not significantly.

Some of the negative correlations approach significance. The negative  $r$  of tip-to-base length and the angle indicates that a shorter baculum tends to be less curved or bent, *vice versa*, a condition suggested also for the baculum of *Procyon* (LONG and FRANK 1968). Inasmuch as marked growth occurs at the base, its negative correlation with the angle strengthens the above hypothesis. A larger sample might reveal that the negative correlations are significant. Four correlations utilizing the total of 99

Table 2

Coefficients of correlation ( $r$ ) for paired variables of the baculum in ranch mink,

Values significantly different (0.05 level) from zero with 58 degrees of freedom are marked with an asterisk. For the total sample (N, 99) four  $r$ 's are listed in the upper right half of the table. None was significantly different from zero.

	Length tip-to-base	Breadth tip	Breadth handle	Length handle	Angle, tip and basal shaft
Length tip-to-base		.008			-.049
Breadth tip	.185				
Breadth handle	.369*	.064		.124	
Length handle	.339*	.279*	-.200		-.127
Angle, tip and basal shaft	-.195	-.020	-.110	-.224	
Weight	.564*	.267*	.324*	.089	-.155

bacula are listed in Table 2. None was significantly different from zero. Thus, none of the negative correlations appear important and the angle does not seem so.

The dimensions that appear strongly intercorrelated are the tip-to-base length, length of handle, breadth of handle, and breadth of tip indicating a strong overall size factor.

The os clitoridis is so minute and intimately associated with muscle it is easily overlooked. By careful dissection of 50 clitorises six bones were found. Without doubt the bone was usually absent in our sample.

The form and size of the os clitoridis is extremely variable (Fig. 1), but nevertheless it usually has a long axis along which is found a more or less distinct groove (the groove is considered ventral). The simplest bone, also the smallest, is nodular, roughly sub-

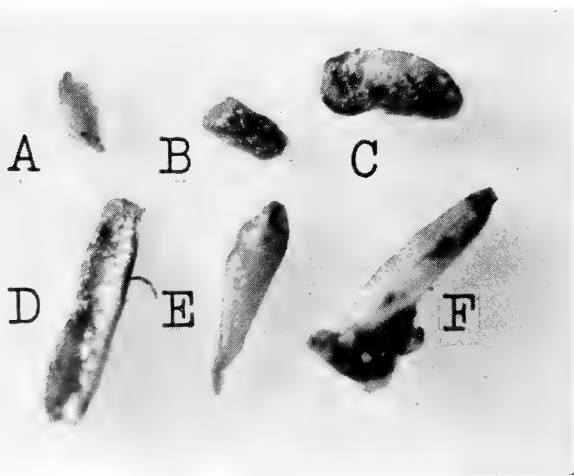


Fig. 1. The os clitoridis of the mink. Six bones found in 50 female mink

quadrangular and grooved on one side (Fig. 1 B, A). In lateral view the bone is much thinner than in dorsal view. One fairly large bone shows the form of a tear drop. This bone appears bent slightly and not fusiform in lateral view (Fig. 1 E). Another bone (Fig. 1 C) is bean-shaped in lateral view. The walls of this groove form a bifurcation at one end (as in the baculum). Also bifurcate at one end is a fairly long, slender bone (Fig. 1 D) bearing a prominent sulcation. This bone is thin

in lateral view. The largest bone (Fig. 1 F) resembles a shoe, being expanded at one end; the shallow groove is the "sole" and the "toe" is rounded. The side opposite the groove in this bone is convex. Measurements in millimeters are as follows: A, .50; .55; C, .85; D, 1.50; E, 1.30; F, 1.45.

No other morphological structure known to us has such a high measured variation (CV,  $44 \pm 12$ ). In width and depth the bone is also highly variable. There is little doubt that the female structure is much more variable than the male homologue (the baculum) in *Mustela vison*, in accordance with the conclusion of LONG and FRANK (1968) that the larger bone in males is generally less variable than is the os clitoridis.

### Acknowledgements

We thank the Barr Minkery, Greenwood, Wisconsin, for the 150 specimens used in this study.

### Summary

Coefficients of variation and correlation for five measurements and weight of 99 bacula of approximately one-year-old ranch mink are reported and discussed. The vestigial os clitoridis (six bones) found in 50 female ranch mink is described. Variation of this vestigial structure may be the highest (CV,  $44 \pm 12$ ) so far reported for any bone, but homology with the mink baculum is revealed by the constant presence of a groove.

### Zusammenfassung

Variations- und Korrelationskoeffizienten für 5 Maße und Gewichte von 99 Bacula einjähriger Farmnerze werden mitgeteilt und diskutiert. Das Os clitorides weiblicher Farmnerze wird beschrieben.

### Literature

- ELDER, W. H. (1951): The baculum as an age criterion in mink; Jour. Mammal. 32, 43—50.  
 LECHLEITNER, R. R. (1954): Age criteria in mink; Jour. Mammal. 35, 496—503.  
 LONG, C. A. (1969a): Gross morphology of the penis in seven species of the Mustelidae; Mammalia 33, 145—160.  
 — (1969b): An analysis of patterns of variation in some representative mammalia. Part II. Studies on the nature and correlation of measures of variation. P. 289—302, in Contributions in Mammalogy, edited by J. K. JONES, Jr. Misc. Pub. 51, Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., 428 p.  
 LONG, C. A., and FRANK, T. (1968): Morphometric variation and function in the baculum, with comments on correlation of parts; Jour. Mammal. 49, 32—43.  
 PAUL, J. R. (1968): Baculum development in mink; Trans. Illinois Acad. Sci. 61, 308—309.  
 SIMOKAWA, S. (1938): Einige Bemerkungen über den Clitorisknochen; Keijo Jour. Med. 9, 273 bis 282.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. CHARLES A. LONG and Mrs. LINDA R. SHIREK, Museum of Natural History and Department of Biology, Wisconsin State University, Stevens Point, Wisconsin 54481, USA

## SCHRIFTENSCHAU

HEBERER, GERHARD: **Homo — unsere Ab- und Zukunft**. Herkunft und Entwicklung des Menschen aus der Sicht der aktuellen Anthropologie. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart. 119 S., 83 Abb.

Das Wissen über Frühmenschen weitete sich in den letzten Jahren aus. Jeder neue Fund zwingt zu einer Überprüfung der Beurteilung früherer Funde. Aus diesem Grunde ist es sehr zu begrüßen, daß ein mit den neuesten Fortschritten dieses Gebietes so vertrauten Forscher wie G. HEBERER eine Übersicht des derzeitigen Wissensstandes gibt. Vom Beginn der anthropologischen Wissenschaft wird ebenso spannend berichtet wie über den phylogenetischen Stammbaum des Menschen, das Tal der Urmenschen, die Gattung *Homo* und die Entwicklung sowie Zukunft der modernen Menschheit. Ein sehr interessantes und anregendes Buch. W. HERRE, Kiel

KIRK, GUSTAV: **Säugetierschutz**. Erhaltung, Bewahrung, Schutz. Mit einem Geleitwort von GEORGES DENNIER DE LA TOUR. Bei Fischer, Stuttgart 1970. 240 S., 67 Abb., darunter 40 Zeichng. von HEIDEMARIE KLOSS. 1 Farbtafel, 3 Karten. 9,80 DM.

Das Büchlein stellt eine höchst nützliche, sehr fleißige Zusammenstellung interessanter Daten dar. Dem System der Säugetiere folgend werden für einzelne Arten Angaben zur Verbreitung — oder besser Ausrottungsgeschichte in den letzten Jahrzehnten gebracht, die vielseitig verwendbar sind. Einige kleinere sachliche Ungenauigkeiten sind nicht sehr störend und beeinträchtigen den Wert der Arbeit kaum. W. HERRE, Kiel

PETZSCH, HANS: **Säugetiere — interessant und farbig**. Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin. 45 S., 99 Farbbilder auf Tafeln, 13,50 DM.

Um einem breiteren Leserkreis Freude zu bereiten und für die Säugetierkunde Interesse zu wecken, hat HANS PETZSCH mit flüssiger Feder einen vielseitigen Bericht neu zusammengestellt. Er geht von der Frage nach dem Inhalt der Säugetierkunde aus, erläutert die Kriterien der Einordnung in die Klasse Mammalia vor allem nach den Eigenarten des Haarkleides, schildert das System der Klasse nach SIMPSON und geht dann zu Beschreibungen des äußeren Erscheinungsbildes, von Baueigenarten und Funktionen über. Bei dieser Darlegung stehen Fragen der Art-erhaltung und Ernährungsbiologie im Vordergrund. Einige interessante Anpassungserscheinungen werden erörtert. Ausführungen über den Menschen und die rezente Säugetierfauna in ihren Wechselbeziehungen beschließen das anregende Büchlein, dessen Farbtafeln besonders eindrucksvolle Illustrationen zum Text bilden. W. HERRE, Kiel

GERLACH, RICHARD: **Die Geheimnisse im Reich der Säugetiere**. Völlig überarbeitete, ergänzte und auf den neuesten Stand des Wissens gebrachte Auflage von „Die Vierfüßer“. Claasen Verlag, Hamburg-Düsseldorf. 324 S., 37 Abb., davon 12 farbig. 20,— DM.

Die flüssige Feder von RICHARD GERLACH und sein Bemühen, Probleme der Tierwelt in populärer Form bekannt zu machen, haben vielseitige Anerkennung gefunden. Davon zeugt nun auch die Tatsache, daß sein Säugetierbuch in dritter Auflage unter neuem Titel erscheinen kann. Wieder strahlt das Werk von GERLACH einen bemerkenswerten Reiz aus, der dem Buch einen großen Leserkreis sichern wird. Leider muß der Fachmann feststellen, daß dem Fortschritt der Wissenschaft nicht immer Rechnung getragen wurde. W. HERRE, Kiel

PODUSCHKA, WALTER und CHRISTL: **Geliebtes Stacheltier — Verhalten und Aufzucht von Igel**n. Landbuch-Verlag GmbH, Hannover. 136 S., 54 Schwarzweißphotos. Ln. 10.80 DM.

Das Buch des Ehepaares PODUSCHKA berichtet in bestrickender Liebeshwürdigkeit in Tagebuchform von der Aufzucht dreier Igel, zwei männlichen Tieren aus einem Frühjahrswurf und einem weiblichen Tier aus einem Zweitwurf. Das Buch enthält nützliche Hinweise für die Aufzucht und Haltung von Igel'n. Vor allem aber bringt es sehr viele neue und wissenschaftlich wertvolle Berichte über die körperliche Entwicklung, über Verhaltensweisen und ihr Heranreifen. Interessant sind Angaben über individuelle Besonderheiten. Ein lesenswertes Buch nicht nur für Tierfreunde, sondern auch für Säugetierkundige. W. HERRE, Kiel



# Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde

Von Dr. CORNELIS NAAKTGEBOREN, Amsterdam, und Prof. Dr. EVERHARD J. SLIJPER †  
1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen. Ganz auf Kunstdruckpapier. In Ganzleinen 48,— DM

Mit diesem Werk erschien zum erstenmal ein von Zoologen verfaßtes Buch über die Biologie der Geburt. Als vergleichende Geburtskunde läßt es die artbedingten Unterschiede der physiologischen Geburtsvorgänge erkennen und erleichtert mit einer Fülle funktionell-anatomischer, embryologischer, physiologischer, endokrinologischer und ethologischer Angaben die Interpretation des Geburtsverhaltens. Naaktgeboren und Slijper haben eigene Erfahrungen und Untersuchungen mit hochaktuellen Deutungen neuer Forschungsergebnisse verarbeitet und sie mit bemerkenswerten Befunden aus benachbarten Wissensgebieten in anregende geistige Verbindung gebracht. Das Werk ist mit zahlreichen Abbildungen, darunter einzigartigen Aufnahmen des Geburtsvorganges ausgestattet. Es schöpft aus der Fülle der Erscheinungsformen des Säugetierreiches und bezieht in die Betrachtung auch solche Tiere mit ein, die aus medizinischer Sicht vielleicht weniger interessieren, für zoologische Vergleichszwecke aber von größter Bedeutung sind.

## Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere

Von Prof. Dr. ROLF SIEWING, Erlangen-Nürnberg

1969. 531 Seiten mit 1300 Abbildungen. In Ganzleinen 58,— DM

„Getragen von profunder Sachkenntnis und aus der Erfahrung des Universitätsunterrichtes, legt Siewing eine Zusammenfassung vor, in der bei Vermeidung alles unnötigen Ballastes erreicht wird, daß der Leser fast von selbst an die großen theoretischen Fragen der Entwicklungsgeschichte herangeführt wird. Erstaunlich ist die Informationsdichte, die der Verfasser erreichen konnte, denn alle wesentlichen Probleme der Entwicklungsgeschichte werden an Hand von gut gewählten Beispielen behandelt.

Das Buch ist nicht nur den Studenten der Biologie als Lektüre dringend zu empfehlen, vielmehr sollten sich auch Human- und Veterinärmediziner sowie biologisch interessierte Biochemiker mit dem Inhalt eingehend auseinandersetzen. Der gediegene Inhalt und die klare Darstellung sollten dazu beitragen, daß sich das Buch einen festen Platz unter den Lehrmitteln an den Hochschulen erobern kann.“

*Mikroskopie*

## Artbegriff und Evolution

Von Prof. Dr. ERNST MAYR, Harvard University

Aus dem Englischen übertragen von Prof. Dr. G. HEBERER, Göttingen,  
unter Mitarbeit von Prof. Dr. G. H. W. STEIN, Berlin

1967. 617 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen. In Ganzleinen 78,— DM

„Es ist beeindruckend, welche Fülle von Material in diesem Buch verarbeitet wurde und zu einer Gesamtschau unserer Erkenntnis im Bereich der Evolutionsbiologie zusammengefaßt werden konnte. Wir haben dem Autor zu danken für seine ausgezeichnete Arbeit, deren Studium für jeden Biologen unerlässlich ist und die für lange Zeit eine der gründlichsten und umfassendsten Publikationen auf dem Gebiet der Evolutionsforschung bleiben wird.“

*Theoretical and Applied Genetics*

„Das Werk stellt eine großartige Synthese systematischen, paläontologischen und populationsgenetischen Wissens dar und wird durch lange Jahre ein Standardwerk der Evolutionslehre bleiben.“

*Wiener Tierärztliche Monatsschrift*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Im Spätherbst 1970 wird erscheinen:*

## **Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks von Ostafrika**

Ein Feldführer für Zoologen und Naturfreunde

Von JOHN G. WILLIAMS

Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, Erlangen,  
unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn

1970. Ca. 336 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln, davon 16 farbig. 387 Abbildungen,  
davon 203 farbig, im Text und auf den Tafeln. Taschenformat. Leinen ca. 38,— DM

Dieser Feldführer ist für die von Jahr zu Jahr wachsende Zahl von Besuchern bestimmt, die auf dem „Schwarzen Kontinent“ vor allem die einzigartige Tierwelt erleben möchten. John G. Williams stellt als hervorragender Kenner Ostafrikas über 60 Nationalparks und Wildschutzgebiete in Kenia, Tansania und Uganda vor, beschreibt die Landschaftstypen mit ihren Tierbeständen, gibt Hinweise auf Unterkünfte und Verkehrsverbindungen sowie Lageskizzen der Staaten und Reservate. Jeder Parkbeschreibung ist eine Liste der wichtigsten dort vorkommenden Säugetiere, der selteneren Vögel sowie der geläufigeren Vogelwelt beigefügt. Im Bestimmungsteil des Buches werden in systematischer Folge über 130 größere, auffällige Säugetierarten und mehr als 200 seltene Vogelarten behandelt. In den zahlreichen, zum großen Teil farbigen Abbildungen heben nach der bewährten Darstellungsweise von Peterson Hinweispfeile die wichtigsten Feldmerkmale hervor. Bei den aufgeführten Vogelarten, von denen viele neben den wissenschaftlichen Bezeichnungen erstmalig auch deutsche Namen erhalten haben, erleichtern Hinweise auf die verschiedenen Rufe und Gesangsstrophen auch das akustische Erkennen.

---

## **Die Wirbeltiere des Kamerungebirges**

Unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels  
in den verschiedenen Höhenstufen

Von Prof. Dr. MARTIN EISENTRAUT, Bonn

1963. 353 Seiten mit 52 Abbildungen und 79 Tabellen. In Ganzleinen 68,— DM

„Jedem Zoologen, der sich mit tiergeographischen, ökologischen und auch mit systematischen Problemen beschäftigt, sind ‚Lokalfaunen‘ ein unentbehrliches Rüstzeug. Eisentrauts Werk ragt aus der Fülle der faunistischen Spezialliteratur in vielerlei Hinsicht weit heraus. Es wird sowohl das Material mehrerer eigener Forschungsreisen als auch reichhaltiges Sammlungsmaterial verwertet und die verstreute gebietsbezogene Literatur erschöpfend einbezogen.“

*Naturwissenschaftliche Rundschau*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K.  
HERTER, Berlin — H.-G. KLÖs, Berlin — B. LANZA, Florenz  
— T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM,  
Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien  
— W. VERHEYEN, Antwerpen

Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 5

Oktober 1970



100 29 1970

LIBRARY

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

- PIETSCH, M.: Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bismarratten (*Ondatra zibethicus* L. 1766). — Comparative Studies between Skulls of the North American Muskrat and those of its European Descendants .. .. 257
- ROETTCHER, D., HOFMANN, R. R., und KAYANJA, F. I. B.: Ergebnisse der prae- und postnatalen Altersbestimmung beim ostafrikanischen Impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein, 1812). — Results of the pre- and postnatal age determination in East African Impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein, 1812) .. .. 289
- KOLB, A.: Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen. — Location in Bats .. .. 306

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärzt. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung und Auswertung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

*Sonderdrucke:* An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

*Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung und Auswertung in Datenverarbeitungsanlagen sind vorbehalten.* Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,40 DM zu verwenden.

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bismarratten (*Ondatra zibethicus* L. 1766)

Ein Beitrag zum Subspeziesproblem

VON MANFRED PIETSCH

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel*

*Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre*

## I. Einleitung

*Eingang des Ms. 10. 4. 1970*

Das Ziel dieser Arbeit ist es, anhand einer Schädelanalyse Formunterschiede zwischen nordamerikanischen Bismarratten und den von ihnen abstammenden europäischen zu untersuchen und so einen Eindruck von den Veränderungen zu bekommen, die innerhalb einer Art möglich sind. Die Bismarratte ist dafür ein besonders geeignetes Objekt, denn in dem einen Verbreitungsgebiet — Nordamerika — kommt sie in altetablierten Unterarten vor, im anderen Gebiet — Mitteleuropa — hat sie, von einer winzigen Gründerpopulation ausgehend, in 65 Jahren ein riesiges Gebiet besiedelt und Populationen gebildet, deren Alter sehr gering ist. Ob sich die europäischen Tiere in ihrer Form gegenüber den nordamerikanischen schon verändert haben und in welchem Maße das schon geschehen ist, läßt sich am besten durch eine Analyse der Schädelproportionen beantworten.

## II. Material und Methode

Die Grundlage der folgenden Untersuchungen bilden 1578 Bismarrattenschädel. Berücksichtigt werden nur die Schädel „adult“ Tiere. Dabei definiere ich als „adult“ Tiere, die nach der Altersbestimmung nach ZYGANKOW (1955) älter als 12 Monate sind. Eine ausführliche Besprechung dieser und anderer Methoden ist bei BECKER (1967) nachzulesen. Ich möchte hier nur in Kürze das Prinzip aufzeigen.

Bei den Bismarratten und einigen wenigen anderen Microtinen schließen sich die anfangs offenen Wurzeln der Molaren im Laufe der postnatalen Entwicklung. Infolgedessen hört das Wachstum der prismatischen Zahnkrone etwa in einem Alter von 2 $\frac{1}{2}$  Monaten auf. Die Höhe der Zahnkrone beträgt dann etwa 11,5 mm. Von nun an verringert sich die Länge der Zahnkrone durch Abrieb beim Kauen. Dieser Abrieb wird durch eine Verlängerung der Wurzel ausgeglichen. Anhand einer großen Serie von Wiederfängen markierter Tiere bekannten Alters erwies sich die Kronenhöhe des M<sup>1</sup> als brauchbares Alterskriterium. Für die vorliegende Arbeit wurden also nur Tiere verwendet, bei denen die Kronenhöhe des M<sup>1</sup> 6,1 mm oder weniger betrug. Dieses Material stammt aus den Sammlungen folgender Museen oder Institute: Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Polska Akademia Nauk, Zaklad Badania Ssakow, Bialowieza; Museum Alexander Koenig, Bonn; Landwirtschaftliche Fakultät, Budweis; Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt/M.; Biologisches Institut der Med. Fakultät der Universität Halle/Saale; Zoologisches Institut der Universität Halle/Saale; Institut für Haustierkunde der Universität, Kiel; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; Zoologische Sammlung des Bayrischen Staates München; Nationalmuseum, Prag; Naturhistorisches Museum, Wien, sowie aus den Privatsammlungen Dr. K. BAUER, Wien, und Dr. K. BECKER, Berlin; außerdem aus folgenden nordamerikanischen Museen: Museum of Zoology, Ann Arbor, Mich.; Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, Calif.; Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.; Field Museum of Natural History, Chicago, Ill.; Museum of

Zoology, Corvallis, Ore.; Museum of Zoology, Eugene, Ore.; Museum of Natural History, Lawrence, Kans.; The American Museum of Natural History, New York, NY; Academy of Science, San Francisco, Calif.; United States National Museum, Natural History, Washington, DC.

Den Leitern und Mitarbeitern dieser Sammlungen bin ich zu großem Dank verpflichtet. Ganz besonders danke ich den Leitern und Mitarbeitern der amerikanischen Museen für ihre Gastfreundschaft und Hilfe. Mein Dank gilt auch dem DAAD, der mir mit einem Kurzstipendium die Reise in die USA und den 4monatigen Aufenthalt an den Museen ermöglichte.

Die 793 Schädel amerikanischer Tiere verteilen sich auf die 2 Arten und 15 Unterarten wie folgt:

1.	<i>Ondatra obscurus</i>	49
	<i>Ondatra zibethicus</i>	744
2.	” ” <i>albus</i>	7
3.	” ” <i>aquilonius</i>	16
4.	” ” <i>bernardi</i>	35
5.	” ” <i>cinnamominus</i>	69
6.	” ” <i>goldmani</i>	4
7.	” ” <i>macrodon</i>	64
8.	” ” <i>mergens</i>	76
9.	” ” <i>occipitalis</i>	19
10.	” ” <i>osoyoosensis</i>	135
11.	” ” <i>pallidus</i>	30
12.	” ” <i>ripensis</i>	15
13.	” ” <i>rivalicinus</i>	59
14.	” ” <i>spatulatus</i>	60
15.	” ” <i>zalophus</i>	10
16.	” ” <i>zibethicus</i>	145

Die 785 Schädel europäischer Tiere stammen von folgenden Fundplätzen:

1.	Schleswig-Holstein	122
2.	Niedersachsen	49
3.	Oberfranken	35
4.	Niederbayern	155
5.	West-Berlin	149
6.	Oderbruch	47
7.	Elbe b. Pretzsch/Sachsen	26
8.	Prag/CSSR	13
9.	Neusiedler See	24
10.	Niederösterreich	18
11.	Budweis/CSSR	40
12.	Polen	44
13.	Nord-Brabant/Holland	63

Zur Frage nach einem Geschlechtsdimorphismus am Schädel der Bismarratten gibt es alle drei möglichen Antworten. ULBRICH (1930), HALL (1946), GOULD u. KREEGER (1948) und SATHER (1956) finden bei der CB-Länge höhere Mittelwerte für die ♂♂. HOLLISTER (1911) und LONG (1965) sehen keine signifikanten Unterschiede in der Größe zwischen ♂♂ und ♀♀. BAUER (1959) gibt für die CB-Länge Mittelwerte für 7 ♂♂ (61,6 mm) und 6 ♀♀ (62,9 mm) an — also höher bei den ♀♀. Anhand eigener Untersuchungen an 79 ♂♂ und 76 ♀♀ von Niederbayern und 74 ♂♂ und 75 ♀♀ von West-Berlin schließe ich mich der Meinung von HOLLISTER und LONG an. Die bestehenden Differenzen sind verschwindend gering und nicht signifikant. ♂♂ und ♀♀ werden also in allen Gruppen zusammen verrechnet.

#### Methode

Vergleicht man Schädel adulter Bismarratten verschiedener Populationen miteinander, so lassen sich visuell z. T. erhebliche Unterschiede in den Proportionen feststellen. Diese sichtbaren Unterschiede finden ihren Niederschlag z. B. in den Erstbeschreibungen. Da heißt es: „Rostrum massig, Molaren klein, Nasalia kürzer als bei . . .“ oder: „Schädel in der allgemeinen Erscheinung wie . . ., nur kleiner“. Überprüft man diese Befunde durch eine univariate Schädelanalyse, so kann man die Ergebnisse oft nur

bestätigen. Für diese univariate Schädelanalyse werden für alle Unterarten und Populationen die Minima und Maxima, das geometrische Mittel  $G$  und der geometrische

Variabilitätskoeffizient  $V_G$  bestimmt.  $G = \sqrt[n]{x_1 \cdot x_2 \cdot \dots \cdot x_n}$

$$V_G = \exp \left( \sqrt{\frac{n \sum_{i=1}^n (\ln x_i)^2 - \left( \sum_{i=1}^n \ln x_i \right)^2}{n(n-1)}} \right) \quad 100-100$$

(nach HELMUTH u. REMPE 1968)

Setzt man jedoch in einer divariaten Analyse die unterschiedlichen Längen oder Breiten in Beziehung zur größten Schädelgröße beispielsweise, so finden viele dieser sichtbaren Unterschiede ihre Erklärung in einer regelhaften Zu- oder Abnahme des Vergleichsmaßes bei größerwerdendem Bezugsmaß, also in allometrischen Proportionsänderungen. Daneben finden sich aber auch Formbesonderheiten, die unabhängig von der Größe auftreten und diesen gilt in den folgenden Untersuchungen das besondere Interesse, da ihr taxonomischer Wert höher einzuschätzen ist, als derjenige, der durch größenabhängige Veränderung entstandenen Gestalteigenarten.

Zur Ermittlung des Größeneinflusses wurde ein von REMPE (1962) als Methode II beschriebenes Verfahren angewendet. Die Allometriexponenten wurden als Anstiege von kanonischen Achsen (REMPE 1962, 1965, HELMUTH u. REMPE 1968, MOELLER 1968, BÜCKNER 1970) mit Hilfe von ALGOL-Programmen auf der elektronischen Rechenanlage EL X8 des Rechenzentrums der Universität Kiel ermittelt<sup>1</sup>.

Zur Bestimmung kanonischer Achsen sind jeweils 2 Kovarianzmatrizen erforderlich. Zunächst wurde aus den Logarithmen der geometrischen Mittel der nordamerikanischen Unterarten der Bismarratte eine Kovarianzmatrix „zwischen den Unterarten“ errechnet. Als zweite Matrix wurde die Kovarianzmatrix „innerhalb der nordamerikanischen Unterarten“ ermittelt.

Ferner wurden bei der Auswertung berücksichtigt:

1. die Streuungsellipsen für die einzelnen Populationen;
2. Näherungswerte für die Vertrauensgrenzen der Kan. Achsen;
3. der Allometriefuß  $A$ ;
4. die geom. Differenzenquotienten  $w$  und
5. die prozentualen Differenzen.

Zur Erläuterung der einzelnen Punkte sei folgendes gesagt:

Zu 1. Die Streuungsellipsen veranschaulichen die Lage und Form der Punktwolken. Als  $\chi^2$  wurde 5.991 gewählt, so daß im Falle einer divariaten Normalverteilung 95% aller Wertepaare von den Ellipsen umschlossen werden. Die Ellipsen sind in einem doppelt logarithmisch geteilten Koordinatensystem aufgetragen. Zu 3. Der Allometriefuß  $A$  nach REMPE (1970) gibt eine anschaulichere Interpretation der Ergebnisse als der  $a$ -Wert der Allometriegeralen. Er gibt an, um wieviel % das Vergleichsmaß größenbedingt zunimmt bei 10%iger Zunahme der Größe des Bezugsmaßes. Ein  $A$ -Wert  $< 10\%$  bedeutet negative Allometrie;  $A = 10\% =$  Isometrie;  $A > 10\% =$  positive Allometrie. Zu 4. Der geometrische Differenzenquotient  $w$  (nach REMPE 1970) ist ein Maß für die individuelle Variabilität. Er gibt an, um wieviel % zwei Individuen der gleichen Unterart oder Population mit gleicher Condylbasallänge durchschnittlich voneinander abweichen, falls alle Größenstufen mit gleicher Häufigkeit erwartet werden können. Zu 5. Die prozentualen Differenzen nach REMPE (1970) geben die durch-

<sup>1</sup> Für das Zurverfügungstellen der Programme, sowie für seine Hilfe bei der Durchführung der Rechnung, sage ich Herrn Dr. U. REMPE meinen herzlichen Dank. Mein Dank gilt auch den Herren des Rechenzentrums für die Ausführung der Rechnungen.

schnittlichen von der Größe unabhängigen Unterschiede der Mittelwerte zweier verschiedener Populationen in % an. Eine Bewertung dieser Differenzen ermöglicht der geometrische Differenzenquotient  $w$ . Zur Bewertung der Divergenzen zwischen den Unterarten und Populationen wurde eine Diskriminanzanalyse durchgeführt. Zur Berechnung der verallgemeinerten Abstände siehe MAHALANOBIS (1930), FISCHER (1938), LINDER (1960) u. REMPE (1965).

An den Schädeln wurden 30 Maße genommen, darunter einige heute ungebräuchliche, die aber genommen werden mußten, um mit den Angaben in der älteren amerikanischen Literatur vergleichen zu können. Nach Abzug dieser und einiger nicht ergiebiger blieben 21 Maße, die für die Analyse berücksichtigt wurden. Die Meßstrecken wurden z. T. nach THOMAS (1905) und z. T. nach DUERST (1926) genommen, z. T. selbst definiert.

1. Condylbasallänge: Condylion bis Prosthion;
2. Diastemalänge: Vom aboralen Alveolenrand des Schneidezahnes bis zum oralen Rand der Alveole des  $M^1$ ;
3. Hirnhöhlenlänge: Opisthion bis Lamina cribrosa;
4. Nasiallänge: Rhinion bis „Nasion“;
5. Frontallänge: Frontorale bis Bregma;
6. Parietallänge: Bregma bis Lambda;
7. Orale Gaumenbreite: Zwischen den medianen Rändern der Alveolen der  $M^1$ ;
8. Aborale Gaumenbreite: Zwischen den lateralen Rändern der Foramina palatina minima (FREYE 1959 b);
9. Molarenreihenlänge: Vom oralen Alveolenrand des  $M^1$  bis zum aboralen Alveolenrand des  $M^3$ ;
10. Jochbogenbreite: Zygion bis Zygion;
11. Hirnkapselbreite: Euryon bis Euryon;
12. Hirnkapselhöhe: von Basisphenoid bis zum höchsten Punkt des Schädeldaches;
13. Meatusbreite: Breite über den Meatus acustici externi = Otion bis Otion;
14. Nasaliabreite: Größte Breite der Nasalia;
15. Rostrumbreite I: Breite des Praemaxillare an der halben Länge des Rostrums;
16. Kronenbreite des rechten  $M^1$ : Breite der Zahnkrone an der Kaufläche;
17. Postorbitalbreite: Größte Breite über den Processus postorbitalis;
18. Rostrumbreite II: Breite über der Aufwölbung am Foramen infraorbitale;
19. Occipitomaxillarlänge: Vom caudalsten Punkt des Supraoccipitale bis zum oralen Rand des Processus zygomaticus des Maxillare;
20. Occipitalhöhe: Basion bis Akrokranium;
21. Höhe der Jochbogen: Größte Höhe des Jochbogens.

Die Meßstrecken sind in Abb. 1 dargestellt. Gemessen wurde mit einer Schiebellehre auf 1/10 mm genau.

### III. Die Analyse der Schädelproportionen

#### A. Die amerikanischen Bismarratten und ihre Unterarten

Die Bismarratte stellt in Nordamerika einen wirtschaftlichen Faktor dar. Nach INGLES (1967) bringt ihr Fang den amerikanischen Trappern etwa 30 Mill. Dollar pro Jahr

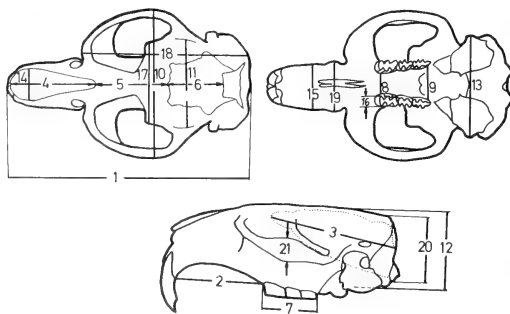


Abb. 1. Meßstrecken der ausgewerteten Maße

ein und der verarbeitenden Industrie ein Vielfaches davon. Diese große Bedeutung findet ihren Niederschlag in der zahlreichen Literatur, deren teilweise Angabe bei ERRINGTON (1963) und HOFFMANN (1958 u. 1967) viele Seiten füllt. Um so erstaunlicher ist es, daß seit 1911, als HOLLISTER seine durch typologisches Denken geprägte „Systematik Synopsis“ schrieb, sich kein Autor mit der Systematik der Bismarratte beschäftigt hat. Sowohl



ANTHONY (1928), ELLERMAN (1949), MILLER u. KELLOGG (1955) als auch HALL und KELSON (1959) und WALKER (1968) beziehen sich auf HOLLISTER. Danach gibt es heute zwei Arten: *Ondatra obscurus* und *Ondatra zibethicus* mit 15 Unterarten für die letztere. Nach den Daten der Beschreibung geordnet sind das

<i>Ondatra obscurus</i>	BANGS 1894
<i>Ondatra zibethicus zibethicus</i>	LINNE 1766
<i>Ondatra zibethicus albus</i>	SABINE 1823
<i>Ondatra zibethicus osoyoosensis</i>	LORD 1863
<i>Ondatra zibethicus pallidus</i>	MEARNS 1890
<i>Ondatra zibethicus rivalicicus</i>	BANGS 1895
<i>Ondatra zibethicus macrodon</i>	MERRIAM 1897
<i>Ondatra zibethicus aquilonius</i>	BANGS 1899
<i>Ondatra zibethicus spatulatus</i>	OSGOOD 1900
<i>Ondatra zibethicus ripensis</i>	BAILEY 1902
<i>Ondatra zibethicus occipitalis</i>	ELLIOT 1903
<i>Ondatra zibethicus zalophus</i>	HOLLISTER 1910
<i>Ondatra zibethicus mergens</i>	HOLLISTER 1910
<i>Ondatra zibethicus cinnamominus</i>	HOLLISTER 1910
<i>Ondatra zibethicus bernardi</i>	GOLDMAN 1932
<i>Ondatra zibethicus goldmani</i>	HUEY 1938

Zur Verbreitung der Unterarten siehe Abb. 2.

Die Beschreibung der Unterarten erfolgte häufig an Hand weniger Tiere — *albus* z. B. nach einem albinotischen Stück (HARPER 1956) —, nach der Farbe des Felles und der absoluten Größe, ohne daß dabei der saisonale Haarwechsel und die große Variabilität der Farbe, Größe und der Schädelform berücksichtigt wurden und ohne objektive Kriterien für das Alter. In einigen Fällen wurde die neue Unterart (*spatulatus*, *occipitalis*, *pallidus*, *ripensis*)

mit der geographisch weit entfernten Nominatform verglichen, obwohl die dazwischen vorkommenden Formen schon bekannt waren. So ist es nicht verwunderlich, daß eine genaue Einordnung von Tieren unbekannter Herkunft in die eine oder andere Unterart so gut wie nicht möglich ist. Damit ist aber die Forderung, die an die Kriterien einer Unterart gestellt wird (nach MAYR, LINSLEY, USINGER 1953), nicht erfüllt. Erschwert wird die Einordnung außerdem durch die vermutete oder festgestellte (PREBLE 1908, HOLLISTER 1911, CORY 1912, HALL 1946, ERINGTON 1963 und M. M.

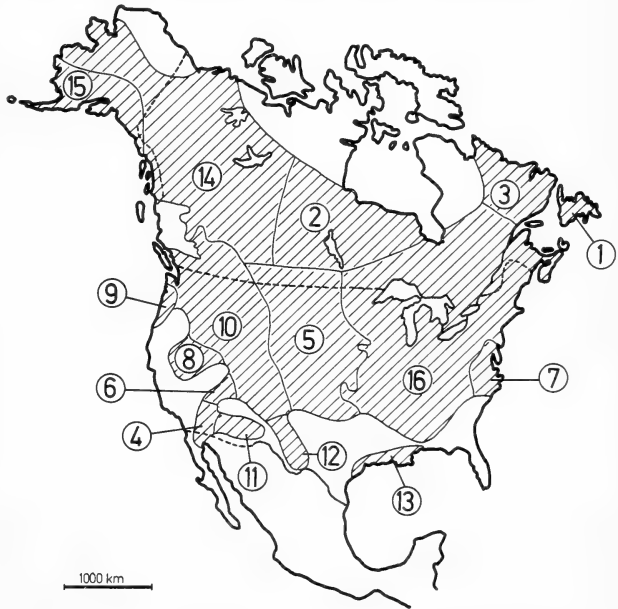


Abb. 2. Verbreitungskarte der nordamerikanischen Bismarratte (nach HALL u. KELSON 1959). Numerierung der Unterarten wie auf Seite 258

ALEXANDER [mündlich]), mehr oder weniger breite Übergangszone zwischen den Unterarten. Bei diesem Sachverhalt erscheint der Verlauf der von HALL und KELSON (1959) zwischen *cinnamominus* und *zibethicus* gezogenen Verbreitungsgrenze als willkürlich. Trotzdem wird Museumsmaterial von Fundorten sehr nahe diesseits und jenseits dieser Grenze unterschiedlich etikettiert.

Die Suche nach objektiven Alterskriterien brachte neben ungeeigneten oder nur partiell anwendbaren Methoden (ERRINGTON 1939, BAUMGARTNER und BELLROSE 1943, LAY 1945, KELLOGG 1946, SOOTER 1946, APPLIGATE und PREDMORE 1947, SHANKS 1948, ALEXANDER 1951, SCHOFIELD 1955, ELDER und SHANKS 1962) auch einige brauchbare (GOULD und KREEGER 1948, GALBREATH 1954, SATHER 1954, verbessert durch OLSON 1959, ALEXANDER 1960). Unabhängig davon hatte ZYGANKOW (1955) in der UdSSR eine Methode erarbeitet. Nur insgesamt drei Arbeiten im amerikanischen Schrifttum bringen einen Beitrag zur Variation der Schädelmaße: GOULD und KREEGER (1948) bei *Ond. z. rivalicicus* und LATIMER und RILEY (1934) sowie SATHER (1956) bei *Ond. z. cinnamominus*.

### 1. Die „Größe“ des Schädels

Die absolute „Größe“ oder Länge von Kopf und Rumpf und des Schädels waren immer wichtige Kriterien bei der Beschreibung neuer Unterarten. Da den Autoren häufig nur eine geringe Anzahl von Tieren unbekanntes Alters zur Verfügung stand, ergaben sich folglich Maßangaben, die keineswegs repräsentativ für die neue Unterart waren (*osoyoosensis*, *macrodon*, *rivalicicus*, *occipitalis*, *mergens*). Nach meinen Berechnungen ergibt sich folgende geographische Verteilung der Condylbasallänge (Abb. 3). Der Mittelwert der zentral vorkommenden Unterart *cinnamominus* stimmt fast genau mit dem Gesamtmittelwert aller amerikanischen Bisamratten überein. Nach Osten und Westen nimmt die CB-Länge zu. Sie erreicht ihr Maximum im Osten in *macrodon* und das zweite Maximum im Westen in *mergens*. Die drei nördlichen Unterarten *zalophus*, *spatulatus* und *albus* sind – mit winzigen Unterschieden – gleichgroß, aber deutlich

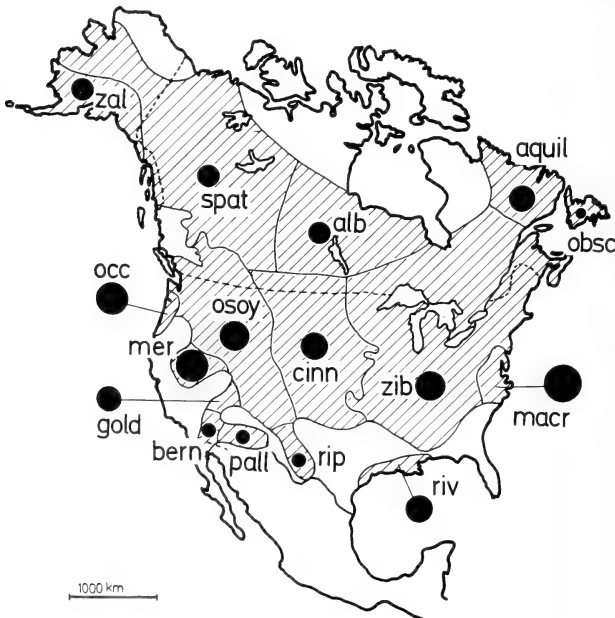


Abb. 3. Geographische Verteilung der CB-Länge

kleiner als *cinnamominus*, dessen Größe jedoch von *aquilonius* erreicht wird. *obscurus* im Nordosten auf Neufundland bildet das Minimum. Das zweite Minimum liegt im Südwesten bei *bernardi* und *pallidus*. Auch *ripensis* gehört noch zu den sehr kleinen Unterarten, während *goldmani* zwischen den benachbarten vermittelt. *rivalicicus*, welche ebenfalls zu den südlichen Formen gehört, liegt geringfügig über dem Durchschnitt.

Die Unterschiede, die dabei zwischen den Mittelwerten auftreten, sind beträchtlich. Der Mittelwert von *macrodon* beträgt 67,6 mm, der von *obscurus* 57,2 mm; *obs-*

*curus* erreicht also nur 84,6% der Länge von *macrodon*. Die Variationsbreite der CB-Länge ist jedoch noch beträchtlicher. Der kleinste Schädel von *macrodon* (62,6 mm) hat nur 86,5% des größten (72,4 mm), der kleinste von *obscurus* (52,4 mm) nur 83,4% des größten Schädels von *obscurus* (62,8 mm). Für *cinnamominus* sind es sogar nur 82,9% zwischen kleinstem (58,0 mm) und größtem (70,0 mm) Schädel. Die gesamte Variationsbreite aller vermessenen Schädel reicht von 52,4 mm (Minimum: *obscurus*) bis 72,4 mm (Maximum: *macrodon*); der kleinste erreicht also 72,4% der Länge des größten Schädels. Allerdings ist der „größte“ Schädel von *obscurus* geringfügig länger (0,2 mm) als der kleinste von *macrodon*. Da zwischen diesen beiden extremen Populationen noch 14 weitere liegen, sind die Schwierigkeiten, Schädel nach der Größe einzuordnen, erheblich, was Abb. 4 verdeutlicht. Da die gleichen Variationsbreiten auch bei anderen Maßen auftreten, ist es so gut wie unmöglich, an Hand der absoluten Meßwerte mit Hilfe einer univariaten Schädelanalyse Fragen taxonomischer Art innerhalb der Gattung *Ondatra* (LINK 1795) klären zu wollen. Dafür bietet eine divariate Analyse bessere Möglichkeiten.

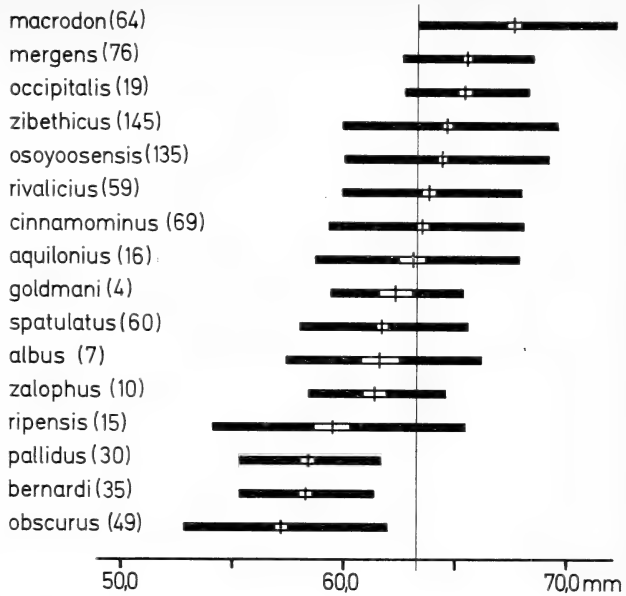


Abb. 4. Geometrisches Mittel der CB-Längen, 95% Intervall der Normalverteilung und Standardfehler des Mittelwertes, logarithmisch berechnet. Unterarten nach der Größe geordnet. Die dünne Linie gibt den Gesamtmittelwert (63,3 mm) aller amerikanischen Bismarratten an. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der vermessenen Schädel an

## 2. Die divariate Schädelanalyse im innerartlichen Bereich

### a. Größenabhängige Veränderungen am Schädel (Abb. 5)

Um in den folgenden Vergleichen der Unterarten miteinander die auftretenden Gestaltbesonderheiten herauszufinden, ist es notwendig, in einer allgemeinen Analyse den Einfluß der Größe auf den Schädel herauszustellen. Bei dem Vergleich mit der CB-Länge zeigt sich, daß alle Hirnschädelmaße negativ allometrisch sind, die einzelnen Maße jedoch unterschiedlich. Wenn die CB-Länge einer Unterart um 10% größer als bei einer anderen ist, so sind im Durchschnitt die anderen Maße um weniger als 10% größer. Die Hirnhöhlenlänge ist nur um 6,88% länger, während es bei der Hirnkapselhöhe 9,56%, bei der Occipitalhöhe 9,98% und bei der Hirnkapselbreite nur 5,47% sind. Das bedeutet, daß große Individuen ein relativ kleinere und schmalere Hirnkapsel haben als kleinere (STARCK 1953). An der Hirnkapsel speziell ergeben sich bei einer Größenzunahme einer Unterart folgende Proportionsänderungen: bei zunehmender Schädelgröße bleibt die Hirnbreite hinter der Höhe und Länge zurück und ebenfalls

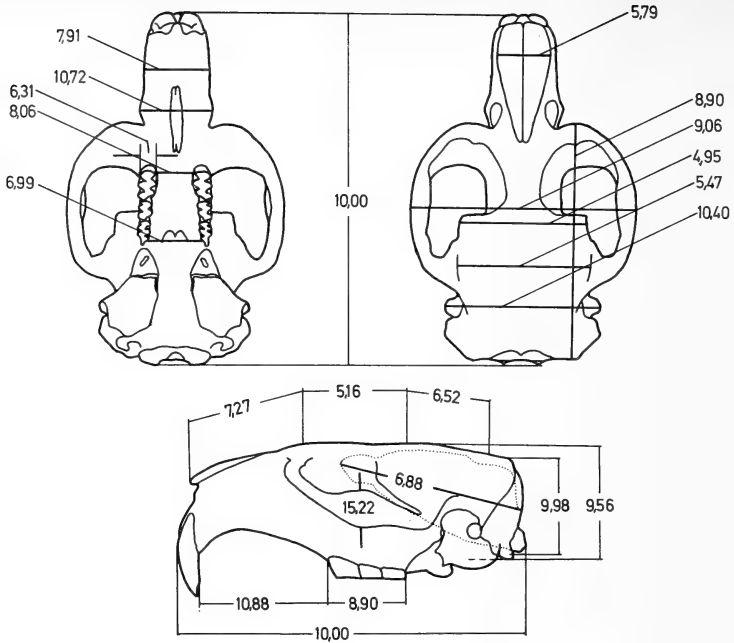


Abb. 5. Allometriefüße aller ausgewerteten Maße. Erläuterung auf Seite 263

die Länge hinter der Höhe. Die Hirnkapsel wird also relativ schmaler und höher. Da alle drei Dimensionen der Hirnkapsel negativ allometrisch sind, kann man daraus folgern, daß auch das Hirnvolumen sich so verhält und damit der Hallerschen Regel folgt. Die Befunde am Hirnschädel lassen nach KLATT (1949) erwarten, daß sich die Gesichtsschädellänge positiv allometrisch zur Schädelhöhe verhält. Das trifft mit  $A = 10,88\%$  für die Diastemalänge auch zu.

Die Länge des Rostrums läßt sich metrisch nicht genau erfassen. Da aber die Occipitomaxillarlänge von der CB-Länge substrahiert ziemlich genau die Rostrumlänge ergibt, läßt sich über diesen Umweg ebenfalls eine positive Allometrie mit  $A = 11,10\%$  nachweisen. Daß die Rostrumlänge nicht mit der Nasiallänge gleichzusetzen ist, zeigt sich an der deutlich negativen Allometrie ( $A = 7,27\%$ ). Da die Frontallänge und Parietallänge mit  $A = 5,16\%$  bzw.  $6,52\%$  noch stärker negativ allometrisch sind, tritt mit zunehmender Größe eine relative Verkürzung der gesamten Schädeloberseite ein. Die mit  $13,43\%$  positive Allometrie der Interparietallänge bildet dazu keinen Ausgleich, da das Maß in seinen Absolutwerten zu geringe Abmessungen aufweist. Aufgefangen wird diese Verkürzung wohl teilweise durch mediane Einbuchtung der Linea nuchalis nach nasal und durch eine Abflachung der Kontur der Schädeloberseite (GOULD und KREGER 1948). Ebenso wenig wie man von der Nasiallänge auf die Rostrumlänge schließen kann, läßt sich dieser Schluß bei den Breitenmaßen durchführen. Während die Nasialbreite mit  $A = 5,79\%$  stark negativ allometrisch ist, beträgt der Allometriefuß für die Rostrumbreite I immerhin  $7,91\%$  und für die Rostrumbreite II sogar  $10,72\%$ . Das Rostrum wird also im distalen Teil relativ schmaler, während die Aufwölbung im proximalen Teil sowohl absolut als auch relativ breiter wird. Da diese Aufwölbung die Ansatzstelle für den M. masseter III (nach VAN VENDELOO 1953) ist, kann man daraus auf eine Verstärkung dieses Muskels bei größeren Tieren schließen. Für diesen Befund spricht auch die Vergrößerung der Jochbogenhöhe, die mit einem Allometriefuß von  $15,22\%$  recht deutlich ausfällt. Die Beziehung Jochbogenbreite/CB-Länge zeigt mit

A = 9,06% ein geringes Zurückbleiben der größten Schädelbreite gegenüber der Schädellänge. Die Postorbitalbreite ist mit A = 4,95% noch schwächer als die Hirnkapselbreite (A = 5,47%). Da die Meatusbreite einen A-Wert von 10,40% aufweist, wirkt der Hirnschädel nach caudal breiter werdend.

Sowohl die Molarenreihenlänge (A = 8,90%) als auch die Kronenbreite des M<sup>1</sup> (A = 6,31%) sind negativ allometrisch. Große Tiere haben also relativ kleinere Molaren. Die etwas stärkere Allometrie der oralen Gaumenbreite (A = 8,06%) gegenüber der aboralen Gaumenbreite (A = 6,99%) hat zur Folge, daß die leicht divergierenden Molarenreihen bei großen Tieren nahezu parallel verlaufen.

Die in der folgenden Analyse auftretenden Prozentzahlen sind die von der Größe unabhängigen prozentualen Differenzen nach II/5. Da alle Vergleichsmaße auf dasselbe Bezugsmaß – die Condylbasallänge – bezogen sind, wird nicht jeweils von der Maßkombination (z. B. Diastemalänge/CB-Länge) gesprochen, sondern nur von dem Maß (z. B. der Diastemalänge). Entsprechendes gilt für die Beschreibung der Richtung der Unterschiede: anstatt größenunabhängig größer, kleiner usw., wird nur größer oder kleiner geschrieben. Die Anzahl der vermessenen Schädel für einige Unterarten (*goldmani*, *albus*, *zalophus*) reicht nicht für eine statistische Absicherung der Befunde aus, jedoch sollen diese auch mitgeteilt werden, da diese wenigen Schädel einer Stichprobe gleichkommen und somit eine gewisse Aussagekraft besitzen.

Die östlichen Unterarten der Bismarratte:

*Ondatra zibethicus zibethicus* (Abb. 6) ist die Nominatform der nordamerikanischen Bismarratten. HOLLISTER charakterisiert sie folgendermaßen: Schädel groß, Parietalia groß, Molaren von mittlerer Größe. *zibethicus* wird von vier Unterarten direkt umgeben: von *aquilonius* im Nordosten, *albus* im Nordwesten, *cinamominus* im Westen und *macrodon* im Osten. *rivalicius* im Süden ist nach HALL-KELSON (1959) von *zibethicus* isoliert, aber HAMILTON (1943) und LOWERY (1943) berichten von „intermediate specimen“ bzw. von „intergrades“. Vermutlich gibt es also Berührungszonen zwischen beiden.

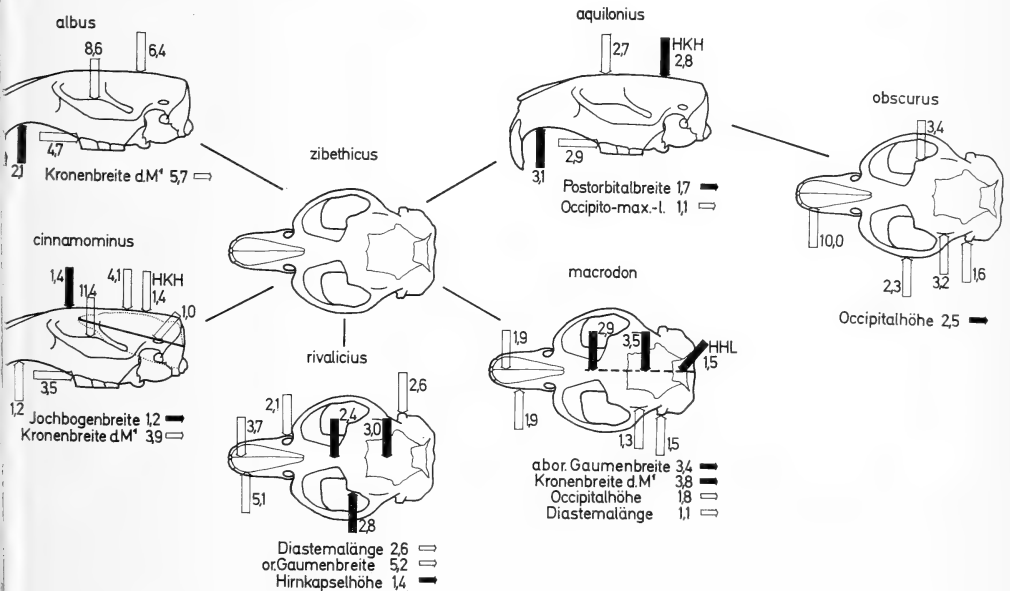


Abb. 6. Auf dem 95%-Niveau signifikante prozentuale Differenzen zwischen den östlichen Unterarten. Die Pfeile bedeuten: Schwarz = größer; weiß = kleiner als die Bezugsunterart

*zibethicus* wird am besten durch den Vergleich mit den angrenzenden Unterarten charakterisiert.

*Ondatra zibethicus rivalicius* ist nach BANGS (1895), HOLLISTER (1911) und HALL-KELSON (1959) geographisch von allen übrigen Unterarten isoliert. Sowohl BANGS als auch HOLLISTER und DAVIS und LOWERY (1940) geben jedoch an, daß der Schädel von *rivalicius* dem von *zibethicus* fast völlig gleich ist, abgesehen von der geringfügig kleineren Größe. Es ist daher überraschend, doch eine Fülle von signifikanten Unterschieden gegenüber *zibethicus* zu finden. *rivalicius* kombiniert die größte Postorbitalbreite mit einer sehr kleinen Meatusbreite. Das Diastema ist sehr klein, das Rostrum aber durchaus nicht kurz, die Molarenreihe sehr lang. Die orale Breite des Gaumens ist sehr gering, die aborale sehr groß. Die Molarenreihen divergieren also stark. Die Rostrumbreite II ist die kleinste überhaupt, die Jugalhöhe die zweitgrößte. Bei den Unterschieden zu *zibethicus* sind auffallend die deutlich geringere Nasaliabreite (5,1%), Nasiallänge (3,7%) und Diastemalänge (2,6%). Kleiner sind außerdem die Rostrumbreite II (2,1%), die Meatusbreite (2,6%) und die orale Gaumenbreite (5,2%). Größer sind die Frontalia- (2,4%) und Parietallänge (3,0%), sowie die Postorbitalbreite (2,8%) und die Hirnkapselhöhe (1,4%).

*Ondatra zibethicus macrodon* ist die in den Absolutwerten größte Unterart. In der Erstbeschreibung bei MERRIAM (1897) heißt es: „Schädel ähnlich dem von *zibethicus*, aber Hirnkapsel mehr nach hinten verlängert. Molaren viel größer.“ HOLLISTER (1911) fügt hinzu: „Schädel groß, massiges Rostrum, hohes Frontale, Jugale massiv, hoch und oben abgerundet.“ Betrachtet man auf Grund der Beschreibung die berechneten prozentualen Differenzen, so läßt sich feststellen, daß sowohl die Jugalhöhe, wie auch die Kronenbreite des M<sup>1</sup> die jeweils größten sind. Das Rostrum dagegen ist ziemlich kurz und schmal und nicht massiv. Die Verlängerung der Hirnkapsel nach hinten kann sich in der sehr großen Hirnhöhlenlänge zeigen oder in den sehr großen Längen von Frontale und Parietalia oder in beidem. Zudem zeichnet sich *macrodon* durch die jeweils größte orale und aborale Gaumenbreite aus. Neben den Unterschieden in diesen Maßen gibt es noch einige andere gegenüber *zibethicus*. *macrodon* ist sowohl in der Diastema- (1,1%) wie auch der Nasiallänge (1,9%) kleiner. Auch die Hirnkapsel- (1,3%) und Meatusbreite (1,5%) weisen kleinere Werte auf. Entsprechendes gilt auch für die Occipitalhöhe (1,8%). Der Hirnschädel ist also relativ schmaler und flacher.

*Ondatra zibethicus aquilonius* wird in der Beschreibung von BANGS (1899) mit der einzigen benachbarten Unterart *zibethicus* verglichen: Schädel kleiner, schmaler; Rostrum proportional länger und schlanker, Nasalia länger und schmaler; Molaren gleich groß. HOLLISTER (1911) führt die fast völlige Übereinstimmung bei etwas geringerer Größe und sehr wenig kleineren Zähnen von *aquilonius* an. Bei der Auswertung der Korrelogramme zeigt es sich, daß es größenunabhängige Unterschiede gibt, durch die sich beide Unterarten signifikant trennen lassen. Der auffälligste Formwandel ist bei der Diastemalänge zu verzeichnen, wo *aquilonius* eine um 3,1% größere Länge aufweist und die größte überhaupt hat. Das sehr lange Rostrum ist um 1,1% länger, verkürzt sind die Länge der Molarenreihe und zwar um 2,9% und die Frontallänge um 2,7%. Dagegen ist die Hirnkapselhöhe um 2,8% größer als bei *zibethicus*. Hirnkapselhöhe, -breite und Meatusbreite sind die größten aller Unterarten. Auch die Postorbitalbreite ist ziemlich groß: 1,7% mehr als bei *zibethicus*. Für den Hirnschädel ergibt das eine sehr breite und hohe Form. Abgesehen vom Vorzeichen sind auch die Absolutwerte der beiden Längendifferenzen nicht gleichwertig, da zum ersteren ein Differenzenquotient von 3,38, zum letzteren einer von 6,01 gehört. Die 3% Differenz in der Diastemalänge sind also höher zu bewerten, als die 3% in der Molarenreihenlänge.

*Ondatra obscurus*. Von BANGS (1894) auf Grund des Vorkommens und der Klein-

heit als eigene Art beschrieben und bis heute auch so geführt. Da BANGS die benachbarte Festlandsform (*Ond. z. aquil.*) noch nicht kannte, verglich er *obscurus* mit *zibethicus*: Schädel kleiner und glatter, Rostrum relativ größer, Interorbitalbreite tatsächlich breiter. HOLLISTER (1911) macht daraus: Interorbitalbreite relativ breit, Parietalia groß, Nasalia schmal, Zähne klein. Für eine richtigere Beurteilung der Maßkombinationen empfiehlt es sich, *obscurus* mit der geographisch näher vorkommenden Unterart *aquilonius* zu vergleichen und Vergleiche mit *zibethicus* nur ergänzend anzustellen.

Von beiden Autoren wird die tatsächlich bzw. relativ große Interorbitalbreite hervorgehoben. Da diese Breite nicht einem allometrischen Wachstum unterliegt, sondern mit zunehmendem Alter durch Knochenabbau schmäler wird, können die Angaben hier nur bestätigt werden. Aber *obscurus* zeichnet sich auch durch andere Gestaltbesonderheiten aus, z. B. weist sie die kleinste Jochbogenbreite auf. Die dadurch schlank erscheinende Schädelform wird durch ein sehr großes Diastema, ein ziemlich langes und schmales Rostrum zusätzlich betont. Hinzu kommt noch die Kombination von größter Nasiallänge mit kleinster Nasaliabreite, die sich gut in die Form des Rostrums einfügt. Die größte Occipitalhöhe vervollständigt die Reihe der besonderen Merkmale. Die wesentlichen Unterschiede zu *aquilonius* sind damit schon gegeben, obwohl nicht alle signifikant sind. Auffallend ist allein die unterschiedliche Nasaliabreite, *obscurus* weist eine um 10,0% geringere Breite auf. Zusätzliche Unterschiede finden sich in den Hirnschädelbreiten. Sowohl die Postorbital- (3,4%), Hirnkapsel- (3,2%) als auch die Meatusbreite (1,6%) sind kleiner, so daß der ganze Hirnteil ebenfalls schmal wird. Gegenüber *zibethicus* sind nur noch Frontalia- und Molarenreihenlänge, sowie die Hirnkapselhöhe verschieden.

*Ondatra zibethicus albus* ist von folgenden drei Unterarten umgeben: *zibethicus*, *cinnamominus* und *spatulatus*. In ihren Beschreibungen weisen sowohl SABINE (1823) als auch HOLLISTER (1911) auf die Ähnlichkeit mit *zibethicus* hin — abgesehen von der geringeren Größe. HOLLISTER sieht aber auch die Ähnlichkeit mit *spatulatus* und sagt: "To a certain degree it combines the characters of true *zibethicus* with those of *spatulatus* but . . . is not exactly an intermediate in the ordinary sense of the term." *albus* weist durchaus eine Eigenform auf. Das längste Rostrum ist kombiniert mit der größten Rostrumbreite II. Die kleinste Kronenbreite des M<sup>1</sup> und eine ziemlich kleine Molarenreihenlänge sind ebenso charakteristisch für diese Unterart, wie die kleinste Parietalialänge. Der Vergleich mit *zibethicus* zeigt einige Ähnlichkeiten zu dem von *aquilonius* mit *zibethicus* z. B. in der Verkleinerung der Diastemalänge (2,1%) und der Vergrößerung der Molarenreihenlänge (4,9%). Hinzu kommt hier aber, daß *zibethicus* auch in der Kronenbreite des M<sup>1</sup> um 6% größer ist, in der Parietalialänge um 6,8% und in der Jugalhöhe um 9,4%.

*Ondatra zibethicus cinnamominus* wird von HOLLISTER (1910) folgendermaßen beschrieben: „Schädel kleiner als der von *zibethicus* oder *osoyoosensis*, mit kleineren Zähnen. Verglichen mit Schädeln von *zibethicus* hat es ein proportional kürzeres und massigeres Rostrum verbunden mit einer Verkürzung und Verbreiterung der Nasalia.“ Bei Überprüfung dieser Kriterien zeigt sich, daß keines davon signifikant ist. Das dürfte z. T. auch daran liegen, daß HOLLISTER zur Beschreibung subadulte Stücke verwandte (SATHER 1956), deren Schädel noch nicht die endgültige Proportionierung erreicht hatten. Auffallend ist neben der geringeren Jugalhöhe (11,4%) auch die Kleinheit der Molaren. Sowohl in der Molarenreihenlänge (3,5%) als auch in der Kronenbreite des M<sup>1</sup> (3,9%) unterscheidet sich *cinnamominus* von *zibethicus*. Ein kleines Parietale (4,1%) läßt ein größeres Frontale (1,4%) erwarten, ein verlängerter Gesichtsschädel = Diastemalänge (1,2%) einen verkürzten Hirnschädel = Hirnhöhlenlänge (1,0%). Die größere Jochbogenbreite (1,2%) läßt den Schädel breiter erscheinen, die geringere Hirnkapselhöhe (1,4%) macht ihn flacher. Der Vergleich mit *albus* ergibt

nur drei signifikante Unterschiede. Die Differenz in der Hirnkapselhöhe ist hier noch größer (3,4%). Die Frontallänge ist um 3,7% vergrößert, die Nasaliabreite um 4,2% schmaler.

Betrachtet man alle Vergleiche im Zusammenhang, so läßt sich für einige Maße ein Trend feststellen: Während die Diastema- und die Nasiallänge von Süd nach Nord größer werden, nehmen die Frontalia- und Molarenreihenlänge von Nord nach Süd zu.

Die westlichen Unterarten der Bismarrratte:

*Ondatra zibethicus spatulatus* ist die nördlichste Unterart. Im Osten schließt sich *albus* an, im Süden *cinnamominus* und *osoyoosensis*. Außerdem ist im Westen die auf der Alaska-Halbinsel vorkommende Unterart *zalophus* eingeschlossen. OSGOOD (1900) schreibt: „Schädel wie *zibethicus*, aber kleiner. Molaren entschieden kleiner. Nasalia

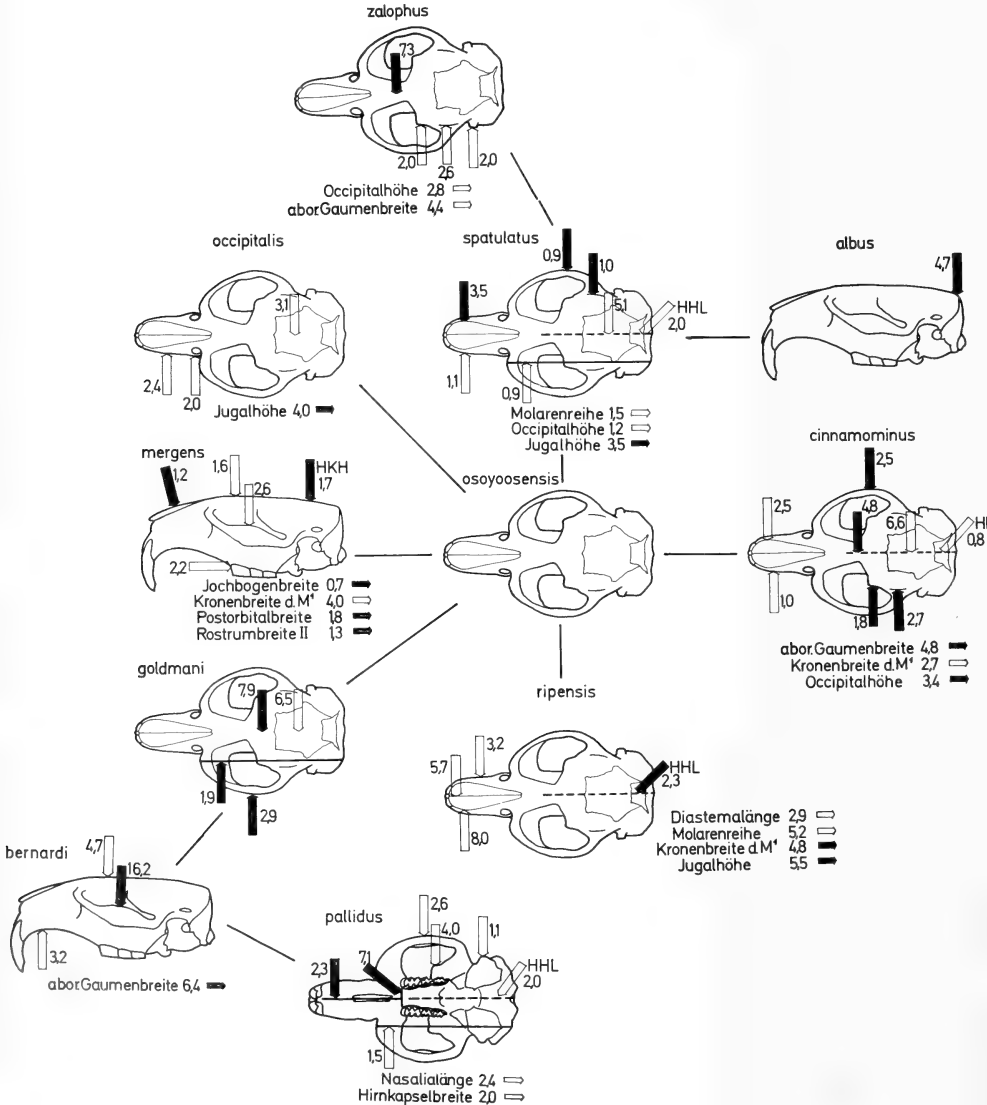


Abb. 7. Prozentuale Differenzen zwischen den westlichen Unterarten



sehr verkürzt und vorne stark verbreitert.“ Bei HOLLISTER (1911) steht außerdem: Jugale und Parietalia klein.

Das nördliche Vorkommen zeigt sich weder in den Absolutwerten noch in den Korrelationen durch irgendwelche besonderen Merkmale. In einigen ist lediglich eine Tendenz zu sehen, die bei *zalophus* ihr Extrem findet. Das gilt für die Hirnhöhlenlänge, die Occipitalhöhe und die Nasaliabreite und in etwa noch für Meatusbreite und Hirnkapselhöhe. Besonders groß ist die Ähnlichkeit von *spatulatus* mit *albus*. Nur beim Maßpaar Occipitalhöhe/CB.Länge zeigt sich ein signifikanter Unterschied: *spatulatus* hat eine um 4,5% kleinere Occipitalhöhe.

*Ondatra zibethicus zalophus* hat auf Grund seines Vorkommens auf der Alaska-Halbinsel nur *spatulatus* als Nachbarn. In der Erstbeschreibung bei HOLLISTER (1910) heißt es: Rostrum und Nasalia länger als bei *spatulatus*. Parietalia sehr klein, Zähne klein. In der „Systematic Synopsis“ (1911) bemerkt er noch folgendes: In many ways it is the extreme type of the *spatulatus* style . . .“ Nimmt man *albus* als das andere Extrem, so trifft das in vielen Maßkombinationen auch zu. *zalophus* weist in allen Hirnschädelmaßen die kleinsten Werte auf. Das gilt für die Hirnhöhlenlänge, die Postorbital-, Hirnkapsel- und Meatusbreite, sowie für die Hirnkapsel- und Occipitalhöhe. *zalophus* hat damit den kürzesten, schmalsten und flachsten Hirnschädel und das kleinste Hirnvolumen. Außerdem ist die Molarenreihenlänge die kleinste bei gleichzeitig ziemlich kleiner Kronenbreite des M<sup>1</sup>, was mit HOLLISTERS Beschreibung übereinstimmt. Auch die sehr kleinen Parietalia sind vorhanden. Sie werden durch ein ziemlich großes Frontale ausgeglichen. Ein weiteres Kleinst-Merkmal ist die aborale Gaumenbreite. Ein anderes Extrem ist die Nasaliabreite. Hierin übertrifft *zalophus* sogar *spatulatus*. Alle signifikanten Unterschiede zu *spatulatus* sind damit schon erwähnt. Am auffälligsten sind die um 7,3% längeren Frontalia. Die übrigen Unterschiede betragen: 2% bei der Postorbital-, 2,6% bei der Hirnkapsel- und 2% bei der Meatusbreite, 2,8% bei der Occipitalhöhe und 4,4% bei der aboralen Gaumenbreite.

*Ondatra zibethicus osoyoosensis*. LORD (1863) vergleicht *osoyoosensis* mit *zibethicus* und kommt zu folgender Diagnose: „Der Schädel unterscheidet sich von *zibethicus* dadurch, daß er viel kleiner ist, sehr viel kürzer vom vorderen Molar zu den Incisiven. Postorbitalprozeß bei weitem nicht so stark entwickelt, Molaren kleiner.“ Die Beschreibung basiert auf einem immaturren Stück. HOLLISTER (1911) schreibt: Schädel sehr ähnlich dem von *spatulatus*, aber größer mit viel größeren Zähnen; relativ schmaler, Rostrum und Nasalia lang. *osoyoosensis* ist umgeben von *spatulatus* im Norden, *cinamominus* im Osten, *ripensis* im Süden und *goldmani*, *mergens* und *occipitalis* im Westen. Von *spatulatus* läßt sich *osoyoosensis* an der um 3,4% kleineren Nasaliabreite unterscheiden. Ebenfalls kleiner sind die Jugalhöhe (3,4%), die Jochbogenbreite (0,9%) und die Hirnkapselbreite (1,0%). Die Hirnhöhlenlänge dagegen ist um 2,0% größer. Des weiteren sind größer die Parietallänge (5,4%), die Rostrumbreite II (1,1%), die Occipitalhöhe (1,3%) und die Occipitomaxillarlänge (0,9%).

*Ondatra zibethicus ripensis*. BAILEY (1902) beschreibt den Schädel von *ripensis* als klein und schmal, Nasalia kurz, Molaren „light“. HOLLISTER (1911) findet den „Schädel sehr klein, unterscheidet sich von dem von *pallidus* durch etwas leichteres Rostrum und schmalere Nasalia“. Der Vergleich mit *pallidus* ist dort nachzulesen. Nach den Verbreitungskarten von HALL-KELSON (1959) hat *ripensis* nur *osoyoosensis* als geographisch benachbarte Unterart. Verglichen damit zeigt sich eine Reihe signifikanter Unterschiede, wobei die hervorstechendsten die Nasalia maße sind, *ripensis* hat eine um 8% kleinere Breite und um 5,7% kleinere Länge aufzuweisen. Das ist die relativ kleinste Nasiallänge aller amerikanischen Unterarten und die zweitkleinste Nasaliabreite. Da *ripensis* auch die relativ kleinste Rostrumbreite I aufweist – 3,2% kleiner als *osoyoosensis* – kann man hier wohl, wie HOLLISTER, von einem leichten Rostrum sprechen. Die Molaren dagegen sind nicht „light“ wie BAILEY es angibt. Die Molaren

reihenlänge (um 5,2% größer als bei *osoyoosensis*) ist die relativ größte und die Kronenbreite des M<sup>1</sup> (um 4,8% größer als bei *osoyoosensis*) ist nach *macrodon* die zweitgrößte, die bei den amerikanischen Bismarratten vorkommt. Einer Verkürzung der Diastemalänge (2,9%) steht eine Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge (2,3%) gegenüber. Die in den Absolutwerten kleinere Unterart hat also nicht nur größenabhängig einen relativ größeren Hirnteil, sondern auch größenunabhängig (ähnlich *bernardi* – *pallidus*). In der Jughöhe übertrifft *ripensis* die Unterart *osoyoosensis* um 5,5%.

Da mit den drei Unterarten *ripensis*, *osoyoosensis* und *spatulatus* die größte zusammenhängende Nord-Süd-Ausdehnung gegeben ist, zeigt sich beim Vergleich der Prozentzahlen zueinander ein Trend zur Verbreiterung der Nasalia von Süd nach Nord. Etwas Ähnliches, wenn auch nicht in so starkem Maße, trifft für die Nasiallänge zu. Für die Hirnhöhlen-, Parietalia- und Molarenreihenlänge sowie für die Kronenbreite des M<sup>1</sup> geht der Trend zur Vergrößerung von Nord nach Süd.

Die Unterarten am westlichen Rand des Areals:

*Ondatra zibethicus occipitalis* hat nur *osoyoosensis* als geographisch benachbarte Unterart. HOLLISTER (1911) schreibt: Schädel wie *osoyoosensis*, aber mit weniger hoch entwickelter Interorbitaleinschnürung. Die Unterschiede sind gering. *occipitalis* hat eine um 3,1% kleinere Parietallänge und die Rostrumbreiten I und II sind um 2,4% bzw. 2,0% verkleinert. Die Jughöhe dagegen ist um 4% vergrößert.

*Ondatra zibethicus mergens* schließt ähnlich wie *occipitalis* westlich an *osoyoosensis* an. HOLLISTER (1910) charakterisiert den Schädel wie folgt: kleiner als *osoyoosensis*, mit kürzerem Rostrum und stärkerem Jugale. Die Berechnungen ergeben signifikante Unterschiede für eine ganze Reihe von Maßkombinationen, jedoch sind die Differenzen gering. Sowohl die Molarenreihe (2,2%) als auch die Kronenbreite des M<sup>1</sup> (4%) sind kleiner als bei *osoyoosensis*. Auch die Jughöhe (2,6%), die Frontallänge (1,6%) – es ist die kleinste überhaupt – sind verkürzt. Geringfügig vergrößert sind die Jochbogenbreite (0,7%), die Postorbitalbreite (1,8%), die Hirnkapselhöhe (1,7%), die Rostrumbreite II (1,3%) und die Nasiallänge (1,2%).

*Ondatra zibethicus goldmani* ist die bisher letzte beschriebene Unterart. HUEY (1938) schreibt: Verglichen mit *bernardi* hat *goldmani* einen relativ schmalen und längeren Schädel. *goldmani* liegt in einigen Maßen vermittelnd zwischen *osoyoosensis* und *bernardi*, z. B. in der Diastemalänge, der oralen Gaumenbreite, der Jochbogenbreite, der Hirnkapselhöhe, der Kronenbreite des M<sup>1</sup> und der Postorbitalbreite, aber sowohl in diesen, als auch in einer Reihe anderer Maßkombinationen sind die Unterschiede zwischen diesen drei Unterarten äußerst gering. Unterschiede gegenüber *osoyoosensis* bestehen in der Occipito-maxillarlänge, die um 1,9% länger ist. Die Jochbogenbreite ist größenunabhängig nach *bernardi* die zweitbreiteste; sie ist um 2,9% größer als bei *osoyoosensis*, was den Schädel breiter erscheinen läßt. Die Frontallänge, die die relativ größte aller amerikanischen Bismarratten ist, ist um 7,9% vergrößert und die Parietallänge ist um 6,5% verkürzt. Das bedeutet eine Zurückverlagerung der Sutura parietofrontalis.

*Ondatra zibethicus bernardi*. GOLDMAN (1932) charakterisiert den Schädel von *bernardi* folgendermaßen: In der Größe ähnlich wie *pallidus*, aber Nasalia länger und vorn schmaler, Dentition etwa wie bei *pallidus*. Aus der Beschreibung von *goldmani* (HUEY 1938), der anderen benachbarten Unterart, läßt sich entnehmen, daß *bernardi* verglichen damit, einen relativ breiteren und etwas verkürzten Schädel hat. Abgesehen von der größeren Nasiallänge (2,4%) unterscheidet sich *bernardi* noch in einer Reihe anderer Maßkombinationen von *pallidus*. Hervorzuheben wären die Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge (2,1%), der Jochbogenbreite (2,6%), der Schädelkapselbreite (2,1%) und der Postorbitalbreite (4,2%). Das bedeutet, daß *bernardi* einen relativ breiten Schädel hat (den breitesten aller Unterarten), auch im Gehirnteil. Zusammen mit der längeren Hirnhöhle und der etwa gleich großen Hirnkapselhöhe ergibt das eine Ver-

größerung des Hirnvolumens. Dagegen sind 3,4% Zunahme in der Jugalhöhe weniger auffallend. Die Verkürzung der Diastemalänge um 2,2% ist nach dem vorher gesagten nicht überraschend, zumal hier das kleinste Diastema vorliegt. Die Verkleinerung der oralen Gaumenbreite (6,6%) bedeutet ein stärkeres Divergieren der Molarenreihen. Gegenüber *goldmani* ist die aborale Gaumenbreite um 6,4% vergrößert, was den gleichen Effekt zur Folge hat. Die kleinere Frontalialänge (4,7%) wird wohl durch nicht signifikant längere Nasalia und Parietalia ausgeglichen. Die kleinere Diastemalänge (3,2%) bedingt aber in diesem Falle keine größere Hirnhöhlenlänge. Die um 16,2% größere Jugalhöhe ist zwar bemerkenswert, aber diese Eigenarten sind infolge der nur aus 4 Tieren bestehenden Stichprobe von *goldmani* nicht signifikant.

*Ondatra zibethicus pallidus*. In der Beschreibung von MEARNs (1890) heißt es: Der Schädel zeigt keine konstanten Unterschiede zu dem des „common spezie“ (wohl *zibethicus*) mit Ausnahme der sehr viel kleineren Größe. HOLLISTER (1911) sagt mit etwas anderen Worten dasselbe. Er vergleicht aber *pallidus* mit *ripensis* und findet sie schwierig zu unterscheiden. „Die Schädel von *pallidus* sind etwas größer mit massigeren Rostrum und breiteren Nasalia.“

Die breiteren Nasalia (8,4%) sind tatsächlich nicht zu übersehen. Die Rostrumbreite I ist um 3,5% größer und die orale Gaumenbreite um 5,2%. Dazu hat *pallidus* aber deutlich kleinere Molaren, sichtbar sowohl an der Kronenbreite des M<sup>1</sup> (4,7%) als auch an der Molarenreihenlänge (2,6%). Auffällig ist auch die Verkürzung der Hirnhöhlenlänge um 3,3%.

### 3. Diskussion der Befunde

Nach Beschreibung aller Unterarten läßt sich zusammenfassend etwas über das geographische Gefälle der einzelnen Maße aussagen. Wie schon bei *zibethicus* und *osoyoosensis* angedeutet, läßt sich für einige eine klinale Variation feststellen. Im Verbreitungsgebiet der Bismarratte gibt es praktisch zwei größte Nord-Süd-Ausdehnungen: eine westliche mit *spatulatus*, *osoyoosensis* und *ripensis* und eine östliche mit *albus-aquilonius*, *zibethicus* und *riovalicius*. Für beide gemeinsam variieren drei Maße in gleicher Richtung: die Molarenreihen- und Frontalialänge nehmen von Nord nach Süd zu, die Nasalialänge dagegen von Süd nach Nord. Im Osten vergrößert sich das Diastema in Süd-Nord-Richtung, eine Verlängerung des Rostrums verläuft damit nicht parallel, im geringen Maße jedoch eine Verkleinerung der Hirnhöhlenlänge. Letzteres ist ausgeprägter im Westen. Eine Vergrößerung der Hirnhöhlenlänge macht sich auf dem Schädeldach häufig durch eine gleichzeitige Vergrößerung der Parietiallänge bemerkbar. Auch in diesem Falle bestätigt sich diese Feststellung. Die Parietiallänge wird von Nord nach Süd größer. Mit der Verlängerung der Molarenreihe geht die Vergrößerung der Kronenbreite Hand in Hand. Für die Nasaliabreite geht der Trend zur Vergrößerung nicht nur von Süd nach Nord — im Osten und Westen — sondern von *obscurus* über *aquilonius*, *zibethicus*, *albus* und *spatulatus* zu *zalophus*, also auch von Ost nach West. Noch ein zweites Maß verändert seine Größe in Ost-West-Richtung: die aborale Gaumenbreite wird nach Westen kleiner und zwar sowohl in der nördlichen Ausdehnung von *aquilonius*, *zibethicus* über *albus*, *spatulatus* zu *zalophus*, als auch südlicher von *macrodon* über *zibethicus*, *cinnamominus* und *osoyoosensis* zu *occipitalis*. Als Folge dieser geringen aboralen Gaumenbreite tritt dann bei *occipitalis* das auf, was HOLLISTER (1911) als typisch für diese Unterart angibt: „interpterygoid space very narrow, the borders nearly parallel“. Da sich die kleinste aborale Gaumenbreite jedoch bei *zalophus* findet, ist dieses Merkmal nicht nur für *occipitalis* typisch. Ob sich diese Klinalen aufgrund von Auslesefaktoren — wie Klima oder Biotop — oder Genfluß oder einer Kombination aus beiden gebildet haben, kann hier nicht beantwortet werden. Nach dem oben Gesagten zeigen sich einige charakteristische Unterschiede zwischen den Schädeln nördlicher und südlicher Bismarratten. Der Schädel im Nordosten ist ge-

kennzeichnet durch relativ großen Gesichtsteil (Diastemalänge), mit langen, mittelbreiten Nasenbeinen und kurzem Frontale und durch kurzen Hirnschädel (Hirnhöhlenlänge) und große aborale Gaumenbreite. Die Molaren sind klein. Der nordwestliche Schädel hat ebenfalls kleine Molaren. Der Hirnschädel ist sehr kurz — für *zalophus* gilt: sehr klein in allen drei Dimensionen — entsprechend auch die Parietalia und das Frontale. Die Nasenbeine sind lang und sehr breit. Die orale Gaumenbreite ist gering. Für die südwestlichen Schädel (*ripensis*) gelten etwa reziproke Verhältnisse, also: langer Hirnschädel (relativ große Hirnhöhlen-, Parietalia- und Frontallänge), große Molaren, kurze, schmale Nasenbeine. Die südöstlichen Schädel haben zu dem langen Hirnschädel einen entsprechend kurzen Gesichtsteil.

Das Auftreten von Klines, verbunden mit einer großen Variation in vielen Maßen und Maßkombinationen wirft die Frage nach der Validität der bestehenden Unterarten auf und dem Unterartproblem an sich. Über den Wert der Unterart als taxonomischer Kategorie äußern sich HUXLEY (1932), WILSON u. BROWN (1953), BURT (1954), DURRANT (1955), TERENTJEW (1958) u. a. Das Beispiel, mit welchem BURT gegen den Unterartbegriff zu Felde zieht — Beschreibung von Unterarten bei der Rundschwanz-Bisamratte *Neofiber alleni* (TRUE 1884) nach der Fellfarbe, also praktisch nur nach einem Merkmal, welches klinal variiert —, ist wohl ein Idealfall, der bei der Bisamratte nicht gegeben ist. Unterarten können hier durchaus beschrieben werden, wenn man sie als subjektiv umgrenzte Definitionseinheiten (HERRE 1961) sieht oder als Gruppen verschiedener artgleicher Individuen, die nur einiges gemein haben, was ausschließlich mit statistischen Methoden beschrieben werden kann (HALDANE (1922)). Ein statistisches Hilfsmittel ist die 75 %-Regel. MAYR, LINSLEY u. USINGER (1953) schränken sie teilweise ein und fordern, daß sich 75 % der einen Unterart unterscheiden müssen von 97 % der anderen. Das bedeutet aber — eine Normalverteilung vorausgesetzt —, daß sich beide Unterarten nur mit je 10 % überlappen. Folglich lassen sich 90 % der einen Unterart von 90 % der anderen unterscheiden. Es wäre richtiger, diese Regel darum 90 %-Regel zu nennen. Diese Regel gilt nun sowohl für Meßstrecken als auch für bloße Anzahlen, z. B. für Schwanzwirbel, und es bleibt dem einzelnen überlassen, welches Merkmal er als taxonomisch wichtig ansieht. Bei kranio-metrischen Arbeiten ist die Anwendbarkeit der Regel sehr begrenzt, da die Variabilität der absoluten Meßwerte oft sehr groß ist und nicht alle Maße den gleichen taxonomischen Wert haben, wie BOHLKEN (1962) es am Bovidenschädel zeigte.

Um in der vorliegenden Arbeit Aussagen über die Validität und Divergenz der Unterarten machen zu können, wurde eine Diskriminanzanalyse mit 23 Maßen durchgeführt. Dem 90 %-Niveau der „75 %-Regel“ entspricht ein verallgemeinerter Abstand von 2,56. Wie aus Abb. 8 zu ersehen ist, sind die verallgemeinerten Abstände von *zibethicus* zu *aquilonius* (2,79), *macrodon* (2,88), *rivalicus* (2,96) und *cinnamominus* (2,90) etwa gleich groß, was auf eine gewisse geographische und damit auch genetische Verbindung hinweist. Im Falle von *rivalicus* würde das bedeuten, daß die völlige geographische Isolation zu *zibethicus*, die HALL u. KELSON (1959) angeben, wohl doch nicht besteht, was auch nicht überrascht, da beide Verbreitungsgebiete durch mehrere Flüsse — darunter den Mississippi — verbunden sind. Der Abstand von *zibethicus* zu *albus* ist deutlich größer (3,66), womit die Befunde der divariaten Analyse bestätigt werden. Dagegen wird die Ähnlichkeit von *albus* mit *spatulatus* — auf die HOLLISTER (1911) hinweist und welche die divariaten Analyse belegt — durch die verallgemeinerten Abstände verdeutlicht. Der Wert liegt mit 2,47 unterhalb des 90 %-Niveaus. Da die Originalbeschreibung der Unterart *albus* außer der — für einen Albino typischen — weißen Farbe und der geringeren Größe gegenüber *zibethicus* keine weiteren Charakteristika enthält, sollte auf Grund dessen und des oben Gesagten *albus* als Unterart einbezogen werden und in die Synonymie von *spatulatus* (OSGOOD 1900) gestellt werden. *zalophus* erweist sich als stärker divergent (2,82), aber eine Beziehung

zu *spatulatus* ist gegeben. Etwas geringer (2,77) ist der Abstand zwischen *spatulatus* und *osoyoosensis*. Beide Unterarten sind als ähnlich beschrieben und haben eine breite Übergangszone. Dagegen liegt der verallgemeinerte Abstand von *spatulatus* zu *cinnamominus* wesentlich höher (3,51). Um *osoyoosensis* gruppieren sich ähnlich wie um *zibethicus* mehrere Unterarten, eine entsprechende Ähnlichkeit auch in den Abständen ist jedoch nicht vorhanden. Der Abstand zu *spatulatus* wurde schon diskutiert. Der Abstand *osoyoosensis* — *cinnamominus* ist etwas größer (3,00). Ein noch größerer Abstand besteht zu *ripensis* (3,34). Diese verhältnismäßig große Divergenz hatte sich schon in der divariaten Analyse gezeigt. Den größten Abstand weist *osoyoosensis* jedoch zu *goldmani* auf (3,76), was sich aus ihrer Verbreitung nicht erklären läßt. Es bestehen keine natürlichen Schranken zwischen den Verbreitungsgebieten. Da aber nur 4 Schädel von *goldmani* untersucht wurden, ist es wahrscheinlich, daß der Abstand durch nicht signifikante Eigenarten der Stichprobe erheblich vergrößert wurde. Nach den Befunden der divariaten Analyse ist es nicht überraschend, daß die Abstände zu *mergens* (2,02) und *occipitalis* (1,99) so gering sind. Der Wert von 1,99 ist der zweitkleinste verallgemeinerte Abstand überhaupt. — ELLIOT (1903) beschreibt die Unterart *occipitalis* nach einem sehr großen und alten Exemplar. Die besondere Form der Linea nuchalis haben GOULD u. KREEGER (1948) ganz richtig als Merkmal für hohes Alter gewertet. Dazu vergleicht ELLIOT diese Form mit der 3000 km entfernt vorkommenden Nominatform *zibethicus* und nicht mit der angrenzenden Unterart *osoyoosensis*. Die geringen prozentualen Differenzen und der kleine verallgemeinerte Abstand sprechen dafür, *occipitalis* (ELLIOT 1903) als Unterart einzuziehen und zu *osoyoosensis* (LORD 1863) zu stellen.

Eine ähnliche Situation ist bei *mergens* gegeben. Von der Unterartdiagnose bleibt nur die etwas hellere Fellfarbe, wenn man HOLLISTERS unrichtiges Bild von der absoluten „Größe“ berichtigt. Er schreibt selbst: „This (*mergens*) is a pale desert form of the *osoyoosensis* type, occupying the northern part of the Great Basin, it grades directly into *osoyoosensis* on the north and east.“ Die divariate Analyse zeigt zwar einige signifikante prozentuale Differenzen, jedoch ist der Grad derselben gering, was auch der kleine verallgemeinerte Abstand zum Ausdruck bringt. Ich würde also auch hier vorschlagen, *mergens* in die Synonymie von *osoyoosensis* (LORD 1863) zu stellen. Der zweitgrößte Abstand (4,44) besteht zwischen *goldmani* und *bernardi* — eine Tatsache, die sich kaum erklären läßt, da beide Unterarten im gleichen Fluß vorkommen, wenn die Angaben von HALL (1946) stimmen. Dieser verallgemeinerte Abstand ist



Abb. 8. Verallgemeinerte Abstände zwischen den Unterarten

aber auf dem 95 %-Niveau nicht signifikant von einem Abstand von 2,56 verschieden, so daß *goldmani* in die Synonymie von *bernardi* (GOLDMAN 1932) zu stellen ist. Eine nur kleine Divergenz besteht dagegen zwischen *bernardi* und *pallidus* (2,70), zwei Unterarten, die zunächst als eine beschrieben waren.

*obscurus* ist aufgrund des isolierten Vorkommens auf Neufundland als eigene Art beschrieben worden. Ein wichtiger Faktor für die Speziation ist durch diese geographische Isolation gegeben: Es tritt kein Genfluß zwischen der Insel- und Festlandspopulation auf — ob die Strait of Belle Isle mit etwa 20 km Breite eine vollständige Schranke darstellt, ist nicht bekannt. Durch Mutation und Rekombination und Auslese entwickelte sich die isolierte Population in ihrem genetischen Bestand anders als die „Elternpopulation“, was zu isolierenden Mechanismen führen kann. Dem entgegen wirkt die genetische Homoeostasis, das ist „die Eigentümlichkeit der Population, ihre genetische Zusammensetzung im Gleichgewicht zu halten und plötzlichen Änderungen zu widerstehen“ (MAYR 1967). Der Artbildungsprozeß kann unter solchen Umständen sehr langsam verlaufen. Da sich aus einem Genotyp infolge andersartiger Umweltfaktoren verschiedene Phaentypen bilden können, ist nicht mit letzter Sicherheit zu sagen, ob die am Schädel auftretenden Unterschiede zu *aquilonius* auch genetisch fixiert sind. Die prozentualen Differenzen, die in nur sechs Maßkombinationen signifikant auftreten, liegen — mit Ausnahme der Nasaliabreite (10,0%) — im Rahmen der zwischen den übrigen Unterarten vorkommenden. Selbst der relativ hohe Wert der Differenz in der Nasaliabreite findet Entsprechendes im gleichen Maß bei *ripensis* — *osoyoosensis/spatulatus*.

In dem großen verallgemeinerten Abstand (4,63) zu *aquilonius* macht sich die geographische Isolation bemerkbar. Der noch größere Abstand *obscurus* — *zibethicus* (5,56) macht eine Verbindung zu *aquilonius* wahrscheinlich. Über isolierende Fortpflanzungsmechanismen bei *obscurus* ist nichts bekannt. ERRINGTON (1963) faßt seine Kenntnis über *obscurus* wie folgt zusammen: „If the muskrat of Newfoundland be retained as the separate species, *Ondatra obscurus*, in this classification, it should be with some expectation that this form ultimately will be assigned as a subspecies to the mainland species, *Ondatra zibethicus*“. Ähnlich hatte sich HALL in einem Brief an ERRINGTON (1963) geäußert. MÜLLER (1952) kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Resultat, daß *obscurus* nur Unterartcharakter zukommt. PETERSON (1966) führt *obscurus* ohne Angabe von Gründen als Unterart. Nach meinen eigenen Untersuchungen würde ich vorschlagen, *obscurus* als Unterart *Ondatra zibethicus obscurus* (BANGS 1894) zu führen.

## B. Die Bisamratten in Europa

### 1. Die divariate Schädelanalyse im unterartlichen Bereich

Die europäischen Bisamratten der von mir vermessenen Populationen stammen — mit Ausnahme der belgisch-holländischen — von einer kleinen Gründerpopulation, die 1905 bei Dobriš in der Nähe von Prag ausgesetzt wurde. Über die genaue Anzahl und die Herkunft dieser Tiere besteht keine völlige Klarheit. Auch soll eventuell eine zweite Aussetzung erfolgt sein, und in Polen sollen entwichene Farmtiere zur Besiedlung beigetragen haben (ULBRICH 1930, MOHR 1954, HOFFMANN 1958, NIETHAMMER 1963). Die Bisamratte fand in Europa eine unbesetzte ökologische Nische, eine Vielzahl günstiger Biotope und so gut wie keine Feinde. Damit waren alle Voraussetzungen für eine schnelle und erfolgreiche Ausbreitung gegeben. Heute erstreckt sich das fast lückenlose Verbreitungsgebiet (Abb. 9) von der deutschen Westgrenze bis zur polnischen Ostgrenze und vom Nord-Ostsee-Kanal bis Jugoslawien und Bulgarien (HOFFMANN 1958, CALINESCU 1958, FRANK u. HÄRLE 1967 u. a.).

Die starke Vermehrung und Ausbreitung wirft Fragen nach dem Erfolg von Rekombination, Mutation und Selektion, also nach Veränderungen im Genotyp auf. BAUER (1960) schreibt: „In den Schädelproportionen sind bisher weder bei den russischen (LAWROW 1953) noch bei den mitteleuropäischen Ondatra-Populationen Verschiebungen gegenüber den Verhältnissen an der amerikanischen Stammform wahrnehmbar. Mitteleuropäische Bismarratten unterscheiden sich vor allem in der Größe von nordamerikanischen Populationen der Nominatform und auch untereinander scheinen die Mitteleuropäer bereits etwas verschieden.“ Betrachten wir zunächst die Absolutwerte der Condylbasallänge (Abb. 10). Es fällt auf, daß die Mittelpunkte nicht so stark streuen, wie bei den amerikanischen Unterarten. Die Population Bayern erreicht im Mittelwert 93,6% des Wertes vom Oderbruch. Das kleinste europäische Tier (56,6 mm) erreicht 80,7% des größten (70,1 mm). Beide Tiere fanden sich in der gleichen Population (West-Berlin). Interessant ist, daß die Mittelwerte der Populationen Prag, Budweis und Niederösterreich mit dem Gesamtmittelwert fast identisch sind. Die geographische Verbreitung der CB-



Abb. 9. Verbreitungsgebiet der europäischen Bismarratte mit Angabe der bearbeiteten Populationen. Numerierung wie auf Seite 258

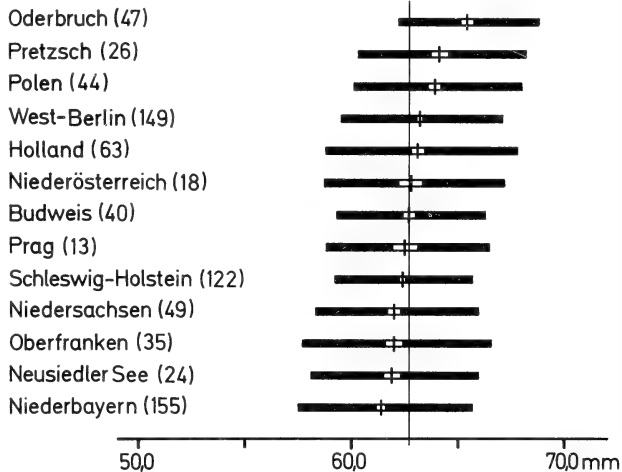


Abb. 10. Geometrisches Mittel der CB-Längen, 95% Intervall der Normalverteilung und Standardfehler des Mittelwertes, logarithmisch berechnet. Populationen nach der Größe geordnet. Die dünne Linie gibt den Gesamtmittelwert (62,7) aller europäischen Bismarratten an. Die Zahlen in Klammern geben die Anzahl der vermessenen Schädel an

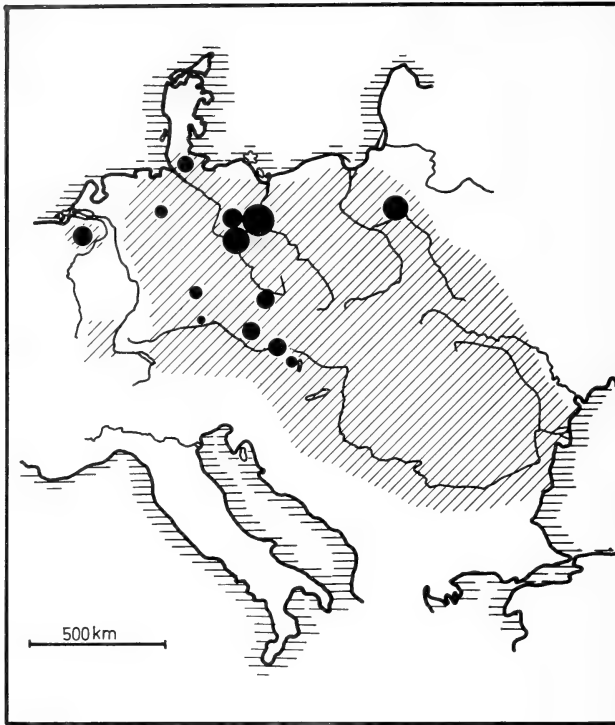


Abb. 11. Geographische Verteilung der CB-Länge

Länge zeigt Abb. 11. Auch hier erweist sich die univariate Analyse als ungeeignet zur Erfassung geringer Unterschiede.

Prag (Abb. 12). Die charakteristischen Merkmale der Population Prag–Kollin (Elbe) sind die Diastemalänge, Hirnkapselhöhe und Nasalbreite, die alle jeweils die größten Werte aufweisen.

Budweis/CSSR. Das Vorkommen der Population Budweis liegt dem Aussetzungsort Dobříš ähnlich nahe wie jenes der Population Prag. Die Gestaltbesonderheiten der Population Budweis sind die sehr kleine Hirnhöhlenlänge verbunden mit der kleinsten Parietallänge. Sowohl die Rostrumbreite I wie auch die orale Gaumenbreite sind die größten. Ver-

glichen mit Prag hat Budweis ein kürzeres Diastema (2,4%) und eine kleinere Hirnkapselbreite (3,1%).

Niederösterreich. Bei der Population Niederösterreich ist die orale Gaumenbreite um 8,3% kleiner als bei der Population Budweis. Die aborale Gaumenbreite ist geringfügig größer (2,7%). Ferner ist auch die Jochbogenbreite etwas kleiner (1,3%).

Neusiedler See. Die von mir vermessenen Schädel der Bismarratten vom Neusiedler See gehören alle einer Population an, die infolge des günstigen Biotops ausschließlich in selbstgebauten Burgen lebt und keine Baue gräbt, also genau wie die amerikanische Unterart *riivalicius*. Da der Neusiedler See zwischen 1923 und 1926 (BAUER 1960) von Bismarratten besiedelt wurde, ist es von besonderem Interesse, zu prüfen, ob sich die veränderte Lebensweise in der Schädelform ausdrückt und ob sich irgendwelche parallelen Entwicklungen zu der amerikanischen Form feststellen lassen.

Die Gestaltbesonderheiten dieser Population liegen einerseits im Hirnschädel, sowohl die Hirnhöhlenlänge wie auch die Occipitalhöhe weisen die kleinsten Werte auf, andererseits in den Längen von Frontale und Nasalia, die die größte bzw. zweitgrößte darstellen. Während die Molarenreihe ebenfalls die längste ist, ist die orale Gaumenbreite die schmalste der untersuchten europäischen Populationen. Die Jugalhöhe ist sehr klein. Auch die andere Ansatzstelle des *M. masseter III*, die durch die Rostrumbreite II erfaßt wird, ist verhältnismäßig klein, was auf einen schwach ausgebildeten Muskel schließen läßt.

Eine Korrelation Lebensweise – Schädelform ist zu bezweifeln, da die prozentualen Differenzen zur Population Niederösterreich gering sind. In der oralen Gaumenbreite und der Occipitalhöhe wird von Niederösterreich sogar jeweils der zweitkleinste Wert erreicht, was eher nach einer klinartigen Veränderung aussieht. Die Unterschiede zu



Niederösterreich sind also kleinere Occipitalhöhe (1,9%) und Rostrumbreite II (2,6%), sowie größere Frontallänge (3,3%) und Hirnkapselbreite (2,0%). Neben sehr ähnlichen Werten in diesen vier Maßen: 2,2%, 2,5%, 2,6% und 2,8%, unterscheiden sich die Bismarratten des Neusiedler Sees von denen aus Süd-Böhmen (Budweis) durch etwas kleinere Jochbogenbreiten (1,2%) und Rostrumbreiten I (2,3%) sowie durch eine größere Postorbitalbreite (1,9%) und orale Gaumenbreite (8,3%). Auch die Frage nach der Parallelentwicklung aufgrund der Lebensweise in den Populationen Neusiedler See und *rivalicius* läßt sich nicht befriedigend beantworten, obwohl in der Molarenreihe und der oralen Gaumenbreite eine ähnliche Entwicklung gegeben ist. Nun wäre zu prüfen, ob diese besonderen Merkmale Anpassungserscheinungen darstellen. Dagegen spricht, 1. daß die längste Molarenreihe der amerikanischen Bismarratten bei *ripensis* vorkommt, einer Unterart, die extrem anders lebt als *rivalicius* und 2. daß alle südlichen Unterarten relativ lange Molarenreihen haben, während kurze Molarenreihen bei den nördlichen Unterarten zu finden sind. Die Länge der Molarenreihe scheint demnach eher mit dem Klima zusammenzuhängen als mit der Lebensweise. Die Verbreitung des anderen Merkmals, der oralen Gaumenbreite, dagegen scheint durch zufallsbedingte Verschiebungen des Genbestandes gekennzeichnet zu sein, denn die kleinste Breite findet sich bei *bernardi*, die zweitgrößte bei der Nachbarform *pallidus*, die im gleichen Biotop lebt. Die größte Breite hat *macrodon*, die zweitkleinste *rivalicius*. Auch diese beiden Unterarten bewohnen den gleichen Biotop, der sich jedoch extrem von dem von *bernardi* und *pallidus* unterscheidet. Von Anpassung an die Lebensweise kann also auch hier nicht gesprochen werden. In allen anderen Maßen gibt es keine Ähnlichkeit zwischen *rivalicius* und den Neusiedler-See-Bismarratten. Für die Jugalhöhe ist sogar eine entgegengesetzte Entwicklung zu verzeichnen: *rivalicius* hat

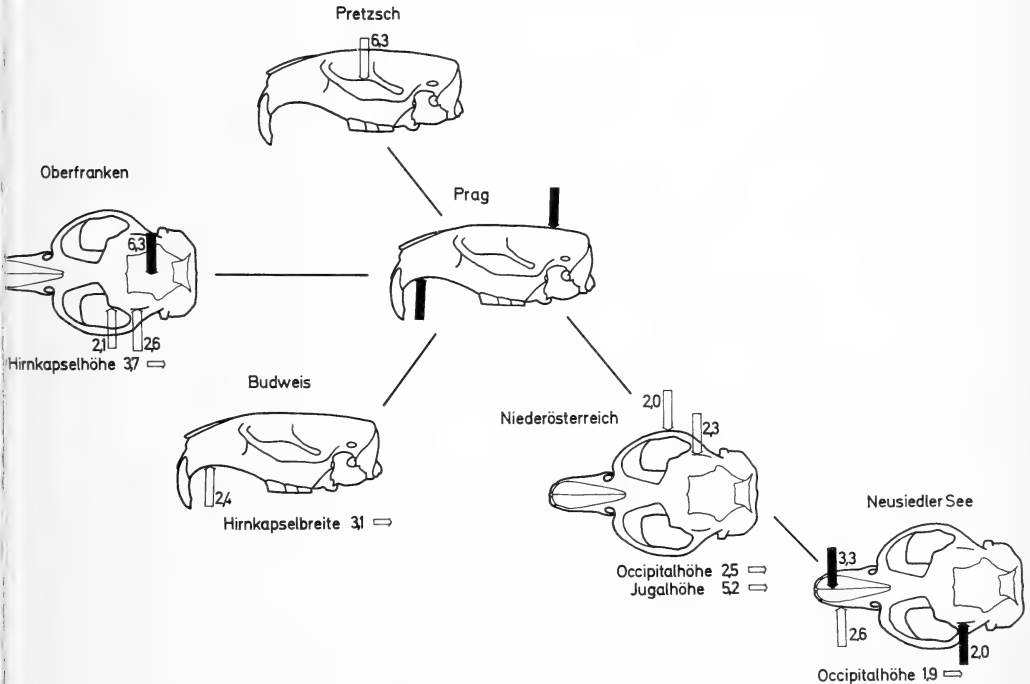


Abb. 12. Auf dem 95-%-Niveau signifikante prozentuale Differenzen zwischen Prag und den umgebenden Populationen. Bedeutung der Pfeile wie bei Abb. 6. Die Pfeile an den Bezugspopulationen bedeuten größtes oder kleinstes Maß aller Populationen

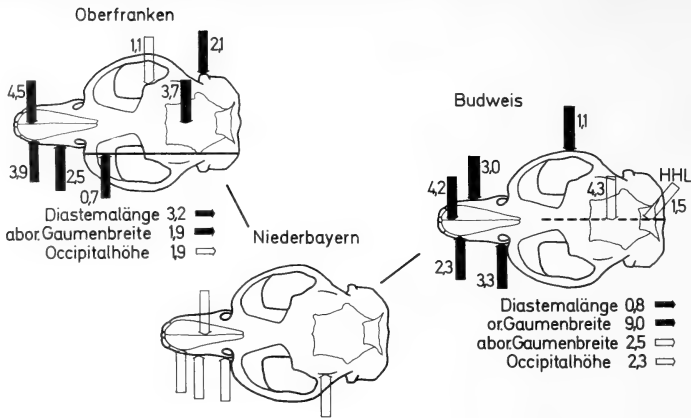


Abb. 13. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Niederbayern

die zweitgrößte aller amerikanischen Unterarten, die Neusiedler-See-Population die zweitkleinste aller Europäer. Eine parallele Entwicklung aufgrund der gleichen Lebensweise ist bei diesen beiden Populationen also nicht gegeben.

Niederbayern (Abb. 13). Die Population Niederbayern zeichnet sich nicht nur in der univariaten Analyse durch die kleinen Absolutwerte vieler Maßstrecken aus, auch in der divariaten Analyse ergeben einige Maßkombinationen die kleinsten Werte aller europäischen Populationen. Das trifft sowohl für die Nasalialänge wie auch für die Breite zu, was jedoch optisch nicht ins Auge fällt, da zugleich auch die Diastemalänge, Rostromlänge und -breite sehr klein bis ganz klein sind. Da die Hirnkapselbreite auch die kleinste ist, die Hirnhöhlenlänge jedoch die zweitgrößte, wirkt der Hirnschädel demzufolge lang und schmal. Neben diesen Unterschieden ist gegenüber Niederösterreich noch ein anderer signifikant: In der Occipitalhöhe ist Niederbayern um 2,7% größer. Von Budweis unterscheidet sich Niederbayern durch zusätzliche Merkmale. Während es in der oralen Gaumenbreite um 8,2% kleiner ist, zeigt sich in der aboralen Gaumenbreite eine Verbreiterung um 2,6%. Die Molarenreihen divergieren stärker nach caudal. Die Parietalia sind um 4,5% größer. Die Jochbogenbreite ist um 1,1% kleiner.

Der Vergleich mit Prag bringt im wesentlichen dieselben Unterschiede. Hinzu kommt lediglich eine flachere Hirnkapselhöhe (2,6%).

Auch gegenüber der geographisch sehr nahen Population Oberfranken bestehen einige Formunterschiede neben den oben aufgeführten. Die Parietalialänge ist um 3,6% kleiner, ebenfalls die äußere Hirnkapsellänge (1,2%), die Meatusbreite (2,1%) und die aborale Gaumenbreite (1,9%). Die Postorbitalbreite (1,1%) und die Occipitalhöhe (2,0%) sind größer.

Oberfranken. Die Population Oberfranken weist eine Reihe von Merkmalen auf, die sie von allen anderen unterscheidet. So kommt neben der größten Meatusbreite und Parietalialänge eine sehr kleine Hirnkapselhöhe vor. Die Diastemalänge ist sehr groß, dagegen die Rostrumlänge und die Molarenreihe sehr kurz. Auch in der aboralen Gaumenbreite treten die höchsten Werte auf. Gegenüber Budweis z. B. 4,6%. Da die orale Gaumenbreite aber um 5,9% kleiner ist, divergieren die Molarenreihen nach oral stärker. Die Hirnhöhlenlänge ist um 1,2% größer, die Rostrumbreite II um 2,9% kleiner.

Das Divergieren der Molaren läßt sich auch beim Vergleich mit der Population Pretzsch feststellen. Die Werte sind nur nicht so hoch: oral 4,8% kleiner, aboral 3,9% größer. Da sowohl die Jochbogen- (1,8%), Hirnkapsel- (3,3%) und die Postorbital-

breite (3,2%) als auch die Hirnkapsel- (3,3%) und die Occipitalhöhe (2,0%) kleiner sind, wirkt der ganze Schädel schmaler und flacher. Die Jugalhöhe ist um 5,2% größer.

Pretzsch (Sachsen). Die Population Pretzsch (Elbe) – Herzberg (Schwarze Elster) zwischen Dresden und Dessau hat nach der im folgenden beschriebenen Population Oderbruch das zweitlängste Rostrum mit einer sehr großen Rostrumbreite I. Das Rostrum ist daher nicht leicht konisch, sondern eher walzenförmig. Alle Hirnschädelmaße, mit Ausnahme der Meatusbreite und Hirnhöhlenlänge, sind sehr groß. Die ebenfalls sehr große Jochbogenbreite macht den Schädel breit. Auf dem breiten Hirnschädel befinden sich sehr kurze Parietalia, und die Kronenbreite des M<sup>1</sup> ist nach Holland die kleinste. Trotz all dieser Gestaltbesonderheiten gibt es nur einen signifikanten Unterschied zur Population Prag: die Jugalhöhe ist um 6,3% kleiner. Dagegen unterscheidet sich Pretzsch von den anderen umliegenden Populationen Oderbruch, West-Berlin, Niedersachsen und Oberfranken recht deutlich.

Oderbruch (Abb. 14). Das mir zur Verfügung gestellte Material von der Population Oderbruch war an Hand der Gewichtsangaben – mehr als 1000 g – ausgesucht worden. Damit war eine Auslese zugunsten alter und großer Tiere getroffen, was an den Absolutwerten der Maße zu sehen ist. Danach wären die Bismarratten dieser Population die größten aller untersuchten europäischen Populationen. Durch die divariate Analyse zeigt sich nach Ausschaltung des Größeneinflusses, daß in den Maßen Postorbitalbreite, Molarenreihenlänge, aborale Gaumenbreite und Occipitomaxillarlänge Oderbruch die kleinsten Werte aufweist. Das letzte Maß bedeutet aber gleichzeitig längstes Rostrum. Dazu paßt auch die größte Nasalialänge. Neben Unterschieden in diesen Maßkombinationen hat Oderbruch gegenüber Prag eine geringfügig kleinere Jochbogenbreite (1,4%). Weitere Unterschiede bringt der Vergleich mit Pretzsch, das geographisch viel näher liegt. Sowohl Nasalialänge (3,1%) als auch -breite (2,4%) sind größer, ebenfalls Parietalialänge (4,3%) und Jugalhöhe (3,7%). Für die Postorbital- (3,8%), Hirnkapselbreite (2,2%) und orale Gaumenbreite (5,0%) tritt eine Verkleinerung auf. Der Hirnschädel wirkt schmaler.

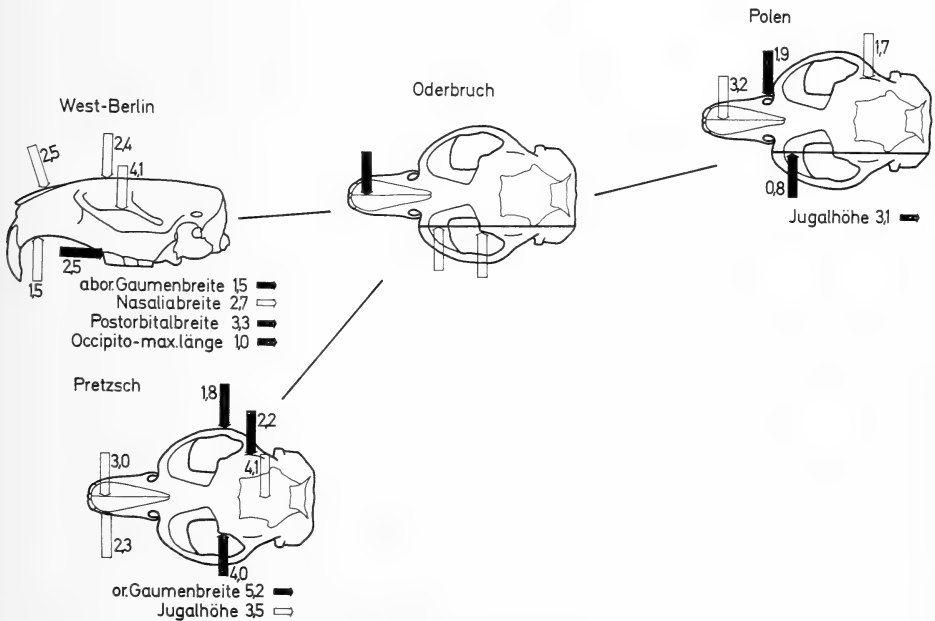


Abb. 14. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Oderbruch

Polen. Die polnischen Bisamratten – hauptsächlich die Tiere aus der Gegend von Bialystok – stellen das nordöstlichste Vorkommen der von Dobriř ausgehenden Verbreitung dar. Sie werden charakterisiert durch die kleinste Jochbogenbreite, eine sehr kleine Hirnkapselbreite und die größte Occipitalhöhe, also einen schmalen Schädel mit ebenso schmalem und hohem Hirnschädel. Die Jugalhöhe ist sehr groß, die aborale Gaumenbreite sehr klein. Diese Merkmale müßten nochmal aufgezählt werden, wenn die Unterschiede gegenüber Prag genannt werden. Dazu kommen lediglich eine kleinere Diastemalänge (1,7%) und längere Parietalia (3,5%). Verglichen mit Oderbruch stehen an Stelle dieser beiden Maße drei andere: ein etwas längeres Rostrum (0,8%), das an der Basis breiter ist (1,9%) und kürzere Nasalia (3,2%).

West-Berlin. Die Population West-Berlin unterscheidet sich von allen anderen durch die kleinste Jugalhöhe und durch sehr kleine Jochbogen-, Meatus- und Rostrum-II-Breiten. Zu der geographisch sehr nahen Population Oderbruch bestehen noch mehrere andere Unterschiede. So sind sowohl die Diastema- (1,5%) wie auch die Rostrumlänge (1,0%) verkürzt. Ebenfalls kleiner sind Nasiallänge (2,5%) und -breite (2,7%) sowie die Frontallänge (2,4%). Die Molarenreihe ist dagegen um 2,5% länger, die Postorbitalbreite um 3,3% größer. In dem Vergleich West-Berlin – Pretzsch finden sich die Gestaltbesonderheiten in anderen Maßen. Die kleinere Jochbogenbreite (2,4%) wurde oben schon angeführt, aber auch Hirnkapselbreite (1,8%) und -höhe (2,8%) sind geringer. Eine Verkürzung des Frontale (3,4%) wird durch längere Parietalia (4,4%) ausgeglichen. Die Diastemalänge ist um 2,4% kürzer.

Niedersachsen (Abb. 15). Für die niedersächsische Population ist charakteristisch die Kombination von größter Hirnhöhlenlänge mit kleinster Hirnkapselhöhe und sehr kleiner Occipitalhöhe. Der Hirnschädel ist also lang und flach. Die größte Rostrumbreite II läßt das verhältnismäßig kurze Rostrum massig erscheinen. Neben diesen Unterschieden gibt es zu den verschiedenen umliegenden Populationen auch noch je-

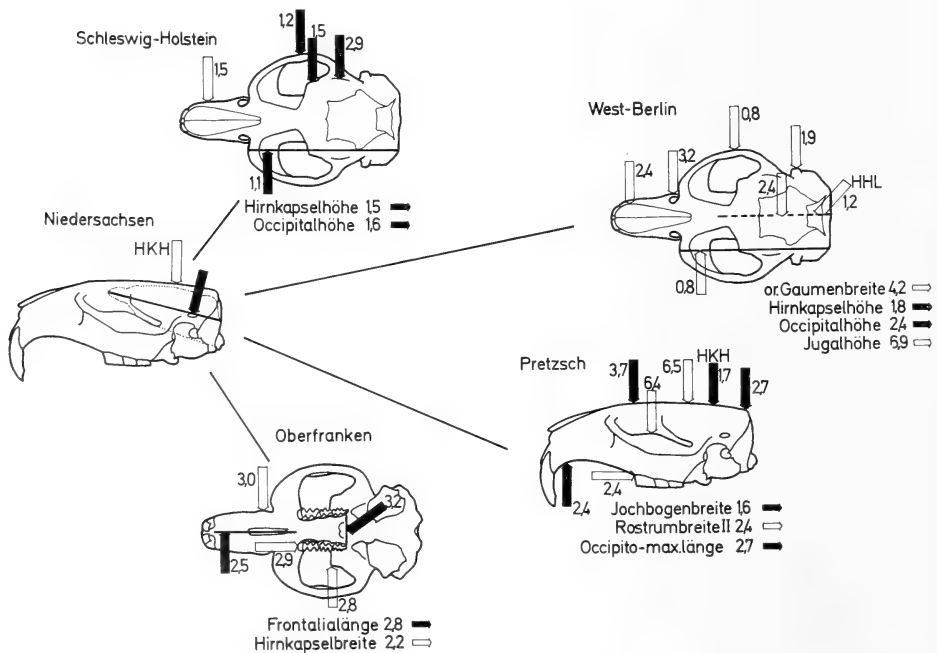


Abb. 15. Prozentuale Differenzen benachbarter Populationen zu Niedersachsen

weils andere: Verglichen mit den Bismarratten aus Berlin sind die niedersächsischen breiter in der Jochbogenbreite (0,8%), der Meatusbreite (1,9%), der Nasaliabreite (2,5%) sowie der oralen Gaumenbreite (4,4%). Die Parietalialänge ist um 2,4% größer, die Jugalhöhe um 7,4%. Gegenüber der Population Pretzsch zeigt sich zu dem langen Hirnschädel die Verkürzung des Gesichtsschädels — die Diastemalänge ist um 2,4% kürzer. Ebenfalls verkürzt ist die Frontialialänge (3,6%), dafür ist aber die Parietalialänge um 6,9% größer. In der Jochbogenbreite ist die Population Niedersachsen um 1,6% schmaler. Die Jugalhöhe (6,8%) und die Molarenreihenlänge (2,4%) sind größer. Wie in dem Vergleich mit Pretzsch treten im Vergleich mit Oberfranken in einigen Maßen ähnliche Formänderungen auf, z. B. in der Diastema- (2,4%), der Frontalia- (2,8%) und der Molarenreihenlänge (3,0%). Hinzu kommen aber größere Hirnkapselbreiten, nämlich 2,2% in der Hirnkapsel- und 2,9% in der Postorbitalbreite. Die aborale Gaumenbreite ist um 3,1% kleiner.

Schleswig-Holstein. Die Population Schleswig-Holstein bildet das nördlichste Vorkommen der Bismarratte in Europa. Durch weiteres Vordringen nach Norden verschiebt sich die Verbreitungsgrenze kontinuierlich auf Dänemark zu. Betrachtet man diese Population vergleichend mit allen übrigen, so findet sich eine Reihe von Maßkombinationen, die größenunabhängig hervortreten. Die schleswig-holsteinischen Bismarratten haben den relativ breitesten Hirnschädel, was sich ausdrückt durch die größte Hirnkapselbreite, die größte Postorbitalbreite und die zweitgrößte Meatusbreite. Außerdem ist die Molarenbreite des  $M^1$  die größte in Europa. Dagegen weist die Frontialialänge die relativ kleinsten Werte auf, was wohl ausgeglichen wird durch die ziemlich großen Parietalia. Die größte Occipitomaxillarlänge bedeutet, daß diese Population das relativ kürzeste Rostrum hat. Der Vergleich mit der geographisch benachbarten Population Niedersachsen zeigt neben dem kürzeren Rostrum (1,1%) und den größeren Hirnschädelbreiten von 2,9% bei der Hirnkapselbreite und 1,5% bei der Postorbitalbreite auch größere Höhen des Hirnschädels, nämlich 1,5% bei der Hirnkapselhöhe und 1,6% bei der Occipitalhöhe. Die größere Jochbogenbreite (1,2%) läßt den ganzen Schädel breiter erscheinen, während die kleinere Rostrumbreite I (1,5%) die Verkürzung des Rostrums weniger auffällig macht.

Holland. Die holländischen Bismarratten der Provinzen Nord-Brabant und Limburg entstammen einer Population, die sich etwa 1925 in Belgien etablierte und ihr Verbreitungsgebiet seitdem laufend erweitert, aber bisher von allen übrigen Befallsgebieten isoliert geblieben ist. Über die Herkunft dieser Tiere ist nichts bekannt. Es ist daher interessant, Tiere dieser Population mit denen aus Mitteleuropa zu vergleichen. Sollte die Herkunft die gleiche sein und somit auch das genetische Ausgangsmaterial, so dürfte man eine ähnliche Schädelform erwarten, da etwaige Selektionsfaktoren sehr ähnlich wirken müßten. Die divariate Analyse liefert eine Fülle charakteristischer Merkmale. Neben der kleinsten Diastemalänge findet sich die kleinste Rostrumbreite I. Dazu paßt die sehr kleine Nasaliabreite. Die größte Jochbogenbreite macht den Schädel breit, die kleinste Meatusbreite und eine sehr kleine Postorbitalbreite lassen den Hirnschädel dazu schmal erscheinen. Einen Kontrast bilden auch die kleinste Kronenbreite des  $M^1$  und die sehr lange Molarenreihe. Sowohl die orale wie auch aborale Gaumenbreite sind sehr groß und die Jugalhöhe ist die größte aller europäischen Tiere. Vergleicht man diese holländischen Bismarratten mit denen der Populationen Niedersachsen, Oberfranken oder geographisch noch entfernterer, so kommen weitere Unterschiede in den übrigen Maßen dazu, so daß sich das Bild eines völlig anders gestalteten Schädels ergibt.

## 2. Diskussion der Befunde

Verglichen mit den geographischen Dimensionen in Nordamerika kann man in Europa kaum von gleicher Ausdehnung sprechen, zumal die südlichste Verbreitung von mir

nicht erfaßt worden ist; Material aus Jugoslawien, Ungarn und Rumänien war nicht zu erhalten. Das Areal der Verbreitung von *Ondatra z. zibethicus* ist größer als das aller mitteleuropäischen Bismarratten. Trotzdem ist in einigen Maßen eine klinale Variation feststellbar. Das gilt einmal für die Frontallänge, die von Schleswig-Holstein über Niedersachsen, Oberfranken zu Niederbayern hin zunimmt, zum anderen für die orale Gaumenbreite, die Jochbogen- und Hirnkapselbreite, die von Süd nach Nord größer werden. Die Hirnkapselbreite erfährt außerdem eine Vergrößerung in Ost-West-Richtung, also von Polen über Oderbruch, West-Berlin zu Niedersachsen. Die Hirnkapselhöhe hingegen verändert sich in entgegengesetzter Richtung. Diese Klinalen finden sich jedoch nur jeweils für die angegebenen Populationen. Berücksichtigt man für diese Maße — und für alle anderen auch — sämtliche Populationen, so ergibt sich für ihre geographische Verbreitung das Bild einer durch Mosaikentwicklung — also durch zufallsbedingte Verschiebung der Genhäufigkeiten — entstandenen Verteilung. Daraus resultieren dann die speziellen Eigenformen der Populationen, die sich in den meisten Fällen gut voneinander unterscheiden. Eine der wenigen Ausnahmen zeigt der Vergleich Prag-Pretzsch. Beide Populationen unterscheiden sich nur in der Jughöhe signifikant. Bei der relativ großen Entfernung zwischen den beiden Fundorten ist das ein bemerkenswerter Befund. Eine Erklärung dafür könnte sein, daß entlang der Elbe ein besonders günstiger Verbindungsweg besteht, der einen dauernden Austausch von Tieren — und damit Genfluß — ermöglicht. Ähnlich könnte es sein bei Prag — Budweis, Budweis — Niederösterreich und Niederösterreich — Neusiedler See. Neben diesen wenigen Beispielen geringer innerartlicher Ausformung steht die höhere Anzahl mit großer Formenmannigfaltigkeit. Wie läßt sich das bei der Abstammung von einer winzigen Gründerpopulation erklären?

Die wenigen Tiere, die aus einer Population mit einem balancierten Genbestand stammen, brachten nur einen Teil des Gesamtgenbestandes der Stammpopulation mit. Das birgt einerseits die Gefahr des Aussterbens infolge von Inzuchtdepressionen in sich — für die Bismarratte scheint das kein entscheidender Faktor gewesen zu sein, wie die jetzige Verbreitung beweist —, andererseits gibt diese geringe Anzahl der Gründer rezessiven Merkmalen die Gelegenheit dominant zu werden und allen Änderungen im Genbestand, sei es durch Rekombination oder Mutation, die Möglichkeit wirksam zu werden, solange sie nicht der Selektion zum Opfer fallen. Durch diese Faktoren wächst die genetische Variation schnell wieder an bis ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. MAYR (1967) nennt diesen Vorgang eine „genetische Revolution“. Nach Abschluß dieser „Revolution“ ist in dem Genpool der isolierten Population etwa die gleiche Variation vorhanden, wie bei der Elternpopulation, aber wohl immer von ihr etwas verschieden. Die große Formenmannigfaltigkeit der europäischen Populationen läßt sich also durch den Rekonstitutionsvorgang der genetischen Variation erklären. Mit Hilfe der verallgemeinerten Abstände soll nun geklärt werden, welchen Grad der Divergenz die einzelnen Populationen zueinander erlangt haben. Abb. 16 zeigt die Abstände zwischen den benachbarten Populationen. Dabei bestätigen sich — wie zu sehen ist — im wesentlichen die Befunde der divariaten Analyse. Die verschiedenen großen Abstände von Schleswig-Holstein zu Niedersachsen (1,91) und West-Berlin (2,98) zeigen den Weg der Besiedlung: schnelles Vordringen entlang der Elbe und anschließende Ausbreitung nach beiden Seiten. Eine direkte Verbindung Schleswig-Holstein—West-Berlin besteht nicht. Auch der direkte Weg von Prag nach Pretzsch (2,03) und von dort nach Berlin (2,14) sowie der Weg nach Süden moldauaufwärts bis Budweis (2,49), weiter nach Niederösterreich (2,37) und von hier zum Neusiedler See (2,49) zeichnet sich durch jeweils geringe Abstände aus. Die Populationen aus Ausbreitungsgebieten, die nicht über so günstige Wege erreicht werden konnten, weisen gegenüber Prag höhere Abstände auf: Prag — Oberfranken 2,56 und Prag — Niederbayern 2,79. Da diese beiden Populationen auch gegenüber den übrigen angrenzenden Populationen hohe

Werte aufweisen: Oberfranken — Niedersachsen 3,00, Oberfranken — Pretzsch 3,54, Oberfranken — Niederbayern 2,63, Niederbayern — Budweis 2,87 und Niederbayern — Niederösterreich 2,81, ist hier also innerhalb von 65 Jahren schon eine Divergenz entstanden, die Unterartcharakter hat. Aus mehreren Gründen wird hier jedoch davon abgesehen, Unterarten zu beschreiben:

1. Auf Grund des vorhandenen Materials sind die bearbeiteten Populationen nicht gleichmäßig und dicht genug über das gesamte Verbreitungsgebiet verteilt. Vermittelnde Populationen bleiben unberücksichtigt, und es entsteht der Eindruck von gut begrenzten anders gestalteten Gruppen. Es würde also der Fehler wiederholt, der z. T. bei der Unterartbeschreibung in Nordamerika gemacht worden ist.
2. Die Bismarratte befindet sich noch im Stadium der Ausbreitung. Von einem balancierten genetischen Gleichgewicht kann also noch nicht gesprochen werden und Veränderungen im Genotyp und Phaenotyp sind relativ schnell möglich, was die verallgemeinerten Abstände ja zeigen. In 20 bis 30 Jahren könnte die jetzige Unterartdiagnose völlig unzutreffend sein.
3. Im gewissen Sinne beeinflusst der Autor die „Unterartbildung“: je mehr Maße er nimmt, um so mehr Unterschiede erhält er. Daß die Abstände von Holland zu Niedersachsen (3,21) und zu Oberfranken (4,02) so hoch sind, überrascht nicht. Die divariate Analyse hatte schon sehr viele signifikante Unterschiede aufgezeigt. Die isolierte Stellung dieser Population wird also bestätigt.

Einen interessanten Befund ergibt der Vergleich der verallgemeinerten Abstände von Prag zu allen übrigen europäischen Populationen. Es zeigt sich in der Nord-Süd-Ausbreitung, daß der Grad der Divergenz mit der Entfernung vom Aussetzungsort zunimmt. Schleswig-Holstein und Neusiedler See weisen jeweils die höchsten Werte auf. Welche Faktoren dafür letztlich ausschlaggebend sind — ob klimatische, umweltbedingte oder genetische — kann hier nicht beantwortet werden.

#### IV. Vergleichende Erörterungen

Aus der divariaten Schädelanalyse und den verallgemeinerten Abständen geht hervor, daß sich die Populationen der europäischen Bismarratten gut voneinander unterscheiden. Hieraus lassen sich mehrere Fragen ableiten, die einen Vergleich Amerika — Europa zum Gegenstand haben.

1. Läßt sich der Grad der Unterschiede, der zwischen den amerikanischen Unterarten auftritt, mit dem zwischen den europäischen Populationen vergleichen?
2. Tritt die klinale Variation in beiden Verbreitungsgebieten bei den gleichen Maßen auf und ist sie geographisch gleichgerichtet?
3. Kann man mit Hilfe der verallgemeinerten Abstände Aussagen über die Herkunft der europäischen Bismarratten machen?

Zu Frage 1: Die prozentualen Differenzen sind sowohl für die amerikanischen als auch

	Holl.	S.-H.	N.Sa.	W.-B.	Pol.	Obr.	Pre.	Ofr.	NBa.	NSee	NÖ.	Bud.
Prag	321	295	236	239	240	291	203	256	279	296	249	249
Budweis	248	322	236	256	272	317	260	330	287	274	237	
Nied.Östr.	320	322	255	295	276	335	310	297	281	249		
Neus. See	359	325	273	307	381	372	336	339	364			
Nied. Bayern	337	361	303	276	285	403	341	263				
Oberfranken	402	382	300	332	304	373	354					
Pretzsch	340	359	306	214	290	260						
Oderbruch	346	370	322	293	225							
Polen	345	363	278	252								
W.-Berlin	345	298	230									
Nied. Sachsen	321	191										
Schl.-Holst.	325											

Abb. 16. Verallgemeinerte Abstände zwischen den europäischen Populationen

für die europäischen Bisamratten nach derselben Methode und unter den gleichen mathematischen Voraussetzungen berechnet worden. 3% Differenz in Amerika entsprechen also 3% Differenz in Europa: So bleibt zu klären, ob sich in der Höhe der prozentualen Differenzen Unterschiede ergeben. Im Durchschnitt ist die Höhe der Differenzen sehr ähnlich. In einigen Extremwerten liegen die Unterartunterschiede höher, in einigen wenigen jedoch die Populationsunterschiede. Berücksichtigt man bei ersteren die häufig enormen Entfernungen zwischen den Fundorten und den Unterarten und gleicht man das in Europa dadurch aus, daß man nicht die Differenzen zwischen den direkt benachbarten, sondern etwas entfernteren Populationen nimmt, so ergibt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung in den meisten Werten. Für die verallgemeinerten Abstände gilt entsprechendes: da die amerikanischen Unterarten und die europäischen Populationen zusammen verrechnet wurden, ist der Wert der Abstände in beiden Verbreitungsgebieten gleich. Daß sich der größte Abstand dabei bei den nordamerikanischen Unterarten findet — *obscurus* — *aquilonius* 4,63 — war zu erwarten. Überraschend ist, daß auch der zweitkleinste Abstand bei Unterarten vorkommt — *osoyoosensis* — *occipitalis* 1,99. Der kleinste Abstand tritt bei europäischen Populationen auf, deren verallgemeinerte Abstände im Durchschnitt kleiner sind. Da neben diesem zweitkleinsten Abstand noch zwei weitere Unterartabstände in Nordamerika unter dem Unterartniveau liegen (*osoyoosensis* — *mergens* 2,02 und *spatulatus* — *albus* 2,47), in Europa jedoch die Abstände zu zwei Populationen (Oberfranken und Niederbayern) Unterartniveau erreichen, sind hier — unter Berücksichtigung der verschiedenen großen geographischen Entfernungen in beiden Verbreitungsgebieten und der unterschiedlich langen Zeit, die zur Etablierung zur Verfügung stand — Beispiele gegeben einerseits für das Beharrungsvermögen einer im genetischen Gleichgewicht befindlichen Population und andererseits für das schnelle Ausnutzen der Möglichkeiten, die der Genpool einer Gründerpopulation in sich birgt.

Zu Frage 2: Da es weder im Verbreitungsgebiet in Amerika noch in Europa die Nord-Süd- oder Ost-West-Ausdehnung gibt, lassen sich Klimes jeweils nur für eine bestimmte Reihe von Unterarten oder Populationen aufzeigen, siehe III A 3 u. B 2. Mit dieser Einschränkung ändern sich in Amerika die Diastemalänge, die Hirnhöhlen-, Nasalia-, Frontalia- und Parietallänge sowie die aborale Gaumenbreite und die Nasaliabreite. Für Europa sind es folgende Maße: Frontallänge, orale Gaumenbreite, Jochbogen- und Hirnkapselbreite sowie die Hirnkapselhöhe. Das einzige Maß, das in beiden Verbreitungsgebieten klnal variiert, ist die Frontallänge. Sie wird jeweils von Nord nach Süd größer. Die Nord-Süd- bzw. Süd-Nord-Ausdehnung ist die Hauptrichtung der Variation. In Ost-West- bzw. West-Ost-Richtung ändern sich in Amerika nur die Nasalia- und aborale Gaumenbreite, in Europa die Hirnkapselbreite und -höhe.

Es sieht hier also so aus, als sei das Klima der entscheidende Selektionsfaktor. Jedoch verlaufen die Änderungen nicht entsprechend der BERGMANNschen Regel, wie auch aus Abb. 3 für die Verbreitung der Condylbasallänge hervorgeht. Mit Ausnahme der Frontallänge findet sich also keine Übereinstimmung in der Ausbildung von Klimes. Ob hierfür die veränderten klimatischen Bedingungen ausschlaggebend sind oder die veränderten genetischen Zusammensetzungen oder beide gemeinsam, läßt sich nicht beantworten.

Zu Frage 3: Über die Herkunft der europäischen Bisamratten gibt es widersprüchliche Aussagen (HOFFMANN 1956). Da es anscheinend für keine derselben Belege gibt, wird heute die Meinung akzeptiert, daß die Nominatform *Ondatra zibethicus zibethicus* in Mitteleuropa eingeführt worden ist. Untersuchungen darüber hat bisher nur MÜLLER (1951) angestellt. Sie führten zu einem falschen Ergebnis, weil er wohl hauptsächlich subadulte Tiere vermaß, und dann mit den Angaben HOLLISTERS (1911) verglich, die auch nicht repräsentativ für die einzelnen Unterarten sind. Die gemeinsame Verrechnung der nordamerikanischen und europäischen Bisamratten in der Diskrimi-



nanzanalyse gibt die Möglichkeit, die europäischen Populationen mit den für die Abstammung in Frage kommenden Unterarten direkt zu vergleichen. Dabei ergeben sich einige interessante Befunde:

1. Zehn von dreizehn europäischen Populationen weisen zu *zibethicus* den geringsten Abstand auf. Daraus läßt sich folgern, daß mit größter Wahrscheinlichkeit *Ondatra z. zibethicus* in Europa eingeführt worden ist. Für die drei Ausnahmen Oberbayern, West-Berlin und Neusiedler See ist der Abstand zu *zibethicus* der zweitkleinste und die Abweichung dürfte ein Ergebnis der genetischen Umkombination sein. Die Abstände zu allen weiteren Unterarten sind größer, z. T. sogar erheblich. Das gilt besonders für *spatulatus* und *zalophus* — die auch als Stammform genannt wurden — und für *obscurus*. Sollte irgendwo im mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet noch eine Aussetzung erfolgt sein, so gehörten diese Tiere wahrscheinlich ebenfalls der Unterart *zibethicus* an und verursachten somit keine sichtbare Veränderung im Genbestand.
2. Den geringsten Abstand zu *zibethicus* weist die Population Prag auf, also diejenige, die dem Aussetzungsort geographisch am nächsten liegt. Die größten Abstände erreichen wiederum Schleswig-Holstein und Neusiedler See, wie es schon unter III B 2 beschrieben wurde. Das Zentrum des von der kleinen Gründerpopulation besiedelten Gebietes bleibt der Elternpopulation am ähnlichsten. Die Divergenz zu ihr nimmt mit der Entfernung vom Zentrum zu.
3. Auch die aus einer anderen Aussetzung stammende Population Holland, deren Herkunft ebenfalls ungeklärt ist, weist den kleinsten Abstand zu *zibethicus* auf, scheint also mit einiger Wahrscheinlichkeit von dieser Unterart abzustammen. Die Divergenz zu den übrigen europäischen Populationen läßt sich durch eine anders gerichtete Verschiebung der Genhäufigkeiten erklären.

### Zusammenfassung

1. In der vorliegenden Arbeit wurden Schädel nordamerikanischer Bisamratten mit denen der von ihnen abstammenden europäischen Bisamratten verglichen, um über den Erfolg von Rekombination, Mutation und Selektion bei den von einer kleinen Gründerpopulation herührenden riesigen Anzahl von Nachkommen Aussagen machen zu können.
2. Diese Untersuchung wurde mit Hilfe allometrischer Methoden durchgeführt. Eine Diskriminanzanalyse brachte Aufschlüsse über die Divergenz zwischen den Unterarten und zwischen den Populationen.
3. Der Grad der innerartlichen Ausformung bei den europäischen Bisamratten hat innerhalb von 65 Jahren den Grad der Gestaltmannigfaltigkeit der nordamerikanischen Unterarten erreicht.
4. Klinale Variation von einigen Maßen tritt in beiden Verbreitungsgebieten auf, jedoch bis auf eine Ausnahme bei unterschiedlichen Maßen. Die bevorzugte Richtung ist die Nord-Süd-Ausdehnung.
5. Die auf Neufundland vorkommende Art *Ondatra obscurus* (BANGS 1894) wird eingezogen und als Unterart zu *Ondatra zibethicus* L. 1766 als *Ondatra zibethicus obscurus* (BANGS 1894) geführt. Die Unterart *Ondatra zibethicus albus* (SABINE 1823) wird zu *Ondatra zibethicus spatulatus* (OSGOOD 1900) gestellt und die Unterarten *Ond. z. mergens* (HOLLISTER 1910) und *Ond. z. occipitalis* (ELLIOT 1903) werden zu *Ond. z. osoyoosensis* (LORD 1863) gestellt. *Ond. z. goldmani* (HUEY 1938) wird an *Ond. z. bernardi* (GOLDMAN 1932) angeschlossen.
6. Die verallgemeinerten Abstände weisen auf eine Abstammung der mitteleuropäischen Bisamratten von der Nominatform *Ondatra z. zibethicus* hin. Das gilt auch für die Bisamratten im belgisch-holländischen Verbreitungsgebiet.

### Summary

#### *Comparative Studies between Skulls of the North American Muskrat and those of its European Descendants*

1. The focus of this study was to compare skulls of the North American muskrat with those of its European descendants to elucidate questions of recombination, mutation and selection of those deriving from a small founder population.

2. These studies have been carried out with allometric methods. The diskriminant function gave informations on the divergency between subspecies and between populations.
3. Within 65 years the European muskrat has reached the degree of intraspecific evolution which is similar to the variation in North American subspecies.
4. Clinal variation is to be found in the North American and the European range alike; however, with one exception in different measurements. The preferred direction is the north-south extension.
5. The species *Ondatra obscurus* (BANGS 1894) from Newfoundland is annulated and classified as a subspecies *Ondatra zibethicus obscurus* (BANGS 1894) of *Ondatra zibethicus* L. 1766. The subspecies *Ondatra zibethicus albus* (SABINE 1823) is united with *Ondatra zibethicus spatulatus* (OSGOOD 1900). The subspecies *Ondatra zibethicus mergens* (HOLLISTER 1910) and *Ondatra zibethicus occipitalis* (ELLIOT 1903) are united with *Ondatra zibethicus osoyoosensis* (LORD 1863). *Ondatra zibethicus goldmani* (HUEY 1938) is joined with *Ondatra zibethicus bernardi* (GOLDMAN 1932).
6. Generalized distances indicate the origin of the Central European muskrat from the *Ondatra z. zibethicus*. The same applies as well to those specimen from the Belgian-Dutch distribution area.

### Literatur

- ALEXANDER, M. M. (1951): The aging of muskrats on the Montezuma National Wildlife Refuge. Jour. Wildl. Mgt. **15**, 175—86.
- (1960): Dentition as an aid in understanding age Composition of muskrat populations. Jour. Mamm., **41**, 336—342.
- ANTHONY, H. E. (1928): Field Book of North American Mammals. Putnam's, New York 625 pp.
- APPLEGATE, V. C., u. PREDMORE Jr., H. E. (1947): Age classes and pattern of primeness in a fall collection of muskrat pelts. Jour. Wildl. Mgt. **11**, 324—30.
- BÄHRENS, D. (1960): Über den Formenwandel des Mustelidenschädels. Morph. Jb. **101**, 279 bis 369.
- BAILEY, V. (1902): Seven new mammals from western Texas (*Fiber z. ripensis*). Proc. Biol. Soc. Wash. **15**, 117—20.
- BANGS, OU. (1894): Description of a New Muskrat from Codroy, N. F. Proc. Biol. Soc. Wash. **9**, 133—138.
- (1895): Notes on North American Mammals. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **26**, 541—42 (*Fiber z. rivalicicus*).
- (1899): Notes on some Mammals from Black Bay, Labrador. Proc. New England Zool. Club. **1**, 11—12.
- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedler-See-Gebietes (Österreich). Bonn. zool. Beitr. **11**, 141—344.
- BAUMGARTNER, L. L., u. BELLROSE, Jr., F. C. (1943): Determination of sex and age in muskrats. Jour. Wildl. Mgt. **7**, 77—81.
- BECKER, K. (1967): Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethicus* L.) I. Altersaufbau von Populationen der Bisamratte. Zool. Beitr. **13**, 369—96.
- BOHLKEN, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus, 1827, Morph. Jb. **103**, 509—661.
- BROHN, A., u. SHANKS, CH. E. (1948): Incisor width as an age criterion in muskrats. Jour. Wildl. Mgt. **12**, 437—39.
- BÜCKNER, H.-J. (1970): Allometrische Untersuchungen an Vorderextremitäten adulter Caniden. Zool. Anz. im Druck.
- BURT, W. H. (1954): The subspecies category in mammals. Syst. Zoology **3**, 99—104.
- CALINESCU, R., u. BUNESCU, A. (1958): Die geographische Verbreitung der Bisamratte in der Volksrepublik Rumänien. Nachr.bl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst.
- CORY, CH. B. (1912): Mammals of Illinois and Wisconsin. Field Mus. Nat. Hist., Pub. 153 Zool. Ser. **11**, 502 pp.
- COWAN, I. M., u. GUIGUET, CH. J. (1960): The Mammals of British Columbia, 2. Edit., Victoria, B. C.
- DALQUEST, W. W. (1948): Mammals of Washington. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. **2**, 1—444.
- DAVIS, W. B., u. LOWERY, Jr., G. H. (1940): The systematic status of the Louisiana muskrat. Jour. Mamm. **21**, 212—13.
- DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern. In: Abderhalden: Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. VII, Bern 1925.
- DURRANT, ST. D. (1952): Mammals of Utah Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. **6**, 1—549.
- ELDER, W. H., u. SHANKS, C. E. (1962): Age changes in tooth wear und morphology of the baculum in muskrat. Jour. Mamm. **43**, 144—149.

- ELLERMAN, J. R. (1949): The families and genera of living rodents London 1949.
- ERRINGTON, P. L. (1963): Muskrat populations Ames (Iowa) 665 pp.
- FISCHER, R. A. (1938): The statistical utilisation of multiple measurements. Ann. Eugen. 8, 376—86.
- FRANK, F., u. HÄRLE, A. (1967): Derzeitiger Stand und voraussichtliche Entwicklung des Bisambefalls (*Ondatra zibethica*) in der Bundesrepublik Deutschland. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. 19, 123—125.
- FREYE, H. A. (1959a): Schädelstudien an heimischen Wassernagern. Vergleiche und funktionelle Kraniologie von *Castor fiber*, *Ondatra zibethica*, *Arvicola terrestris* und *Myocastor coypus*. Morph. Jb. 100, 322—74.
- (1959b): Descriptive Anatomy of the Cranium of the Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907), Wiss. Z. Univ. Halle, Math. Nat. VIII/6, 913—62.
- GALBREATH, E. C. (1954): Growth and development of teeth in the muskrat. Trans. Kans. Acad. Sci. 57, 238—241.
- GERSDORF, E. (1961): Zum Auftreten des Bisam in Niedersachsen und den Nachbarländern. Beitr. Naturk. Niedersachsen. 14, 49—53.
- GOLDMAN, E. A. (1932): A new muskrat from Arizona. Proc. Biol. Soc. Wash. 45, 93—94.
- GOULD, H. N., und KREEGER, F. B. (1948): The skull of the Louisiana muskrat (*Ondatra zibethica rivalicia* BANGS): I. The skull in advanced age. Jour. Mamm. 29, 138—49.
- HALDANE, J. B. S. (1922): Sex-ratio and unisexual sterility in mammalian hybrids. Jour. Genetics, 12.
- HALL, E. R. (1946): Mammals of Nevada. Berkeley.
- HALL, E. R., und KELSON, K. R. (1959): The Mammals of North America. New York.
- HAMILTON, W. J. Jr. (1943): Mammals of Eastern United States. An account of recent land mammals occurring east of the Mississippi. Comstock, Ithaca und New York, 432 pp.
- HARPER, F. (1956): The Mammals of Keewatin. Univ. Kans., Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 12.
- HELMUTH, H., und REMPE, U. (1968): Über den Geschlechtsdimorphismus des *Epistropheus* beim Menschen. Z. Morph. Anthrop. 59, 300—21.
- HERRE, W. (1961): Der Art- und Rassebegriff. In: Handbuch der Tierzucht III, 1, 1—24.
- (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformung zu zwischenartlichen Umbildungen. Zool. Anz. 169, 68—77.
- (1964): Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. 172, 403—25.
- HOFFMANN, M. (1958): Die Bisamratte. Leipzig 267 pp.
- HOLLISTER, N. (1910a): Description of two new muskrats. Proc. Biol. Soc. Wash. 23, 1—2.
- (1910b): A new muskrat from the Great Plains. Proc. Biol. Soc. Wash. 23, 125—126.
- (1911a): The generic name of the muskrat. Proc. Biol. Soc. Wash. 24, 13—14.
- (1911b): A systematic synopsis of the muskrat. North Amer. Fauna 32, 1—47.
- HUEY, L. M. (1938): A new muskrat from Utah. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 8, 409—10.
- HUXLEY, J. (1932): Problems of relative growth. London.
- INGLES, L. G. (1967): Mammals of the Pacific States; California, Oregon, Washington. Stanford, Calif.
- KELLOGG, CH. E. (1946): Variation in pattern of primeness of muskrat skins. Jour. Wildl. Mgt. 10, 38—42.
- KLATT, B. (1949): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. Gen., 19, 51—89.
- LATIMER, H. B., und RILEY, R. B. (1934): Measurements of the skull and of some of the long bones of the muskrat. Jour. Morph. 56, 203—212.
- LAY, D. W. (1945): Muskrat investigation in Texas. Jour. Wildl. Mgt. 9, 56—76.
- LINDER, A. (1960): Statistische Methoden. Basel und Stuttgart.
- LINK, H. F. (1795): Beyträge zur Naturgeschichte. I. pt. 2.
- LONG, CH. A. (1965): The Mammals of Wyoming. Univ. Kans. Publ., Mus. Nat. Hist. 14, 493—758.
- LORD, J. K. (1863): Notes on two new species of mammals. Proc. Zool. Soc. London 13, 93—96.
- LOWERY, G. H. Jr. (1943): Check-list of the mammals of Louisiana and adjacent waters. Occ. Papers Mus. Zool. La. State Univ. 13, 213—257.
- MAHALANOBIS, P. C. (1930): On tests and measures of group divergence. Jour. asiatic Soc. Bengal (New Ser.) 26, 541—588.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin.
- MAYR, E., LINSLEY, E. G., und USINGER, R. L. (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. New York, Toronto, London.
- MEARNS, E. A. (1890): Description of supposed new species and subspecies of mammals from Arizona. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 2, 280.
- MERRIAM, C. H. (1897): Description of a new muskrat from the Great Dismal Swamp, Virginia. Proc. Biol. Soc. Wash. 11, 143.

- MILLER, G. S. (1896): Genera and subgenera of Voles and Lemmings. North. Amer. Fauna **12**, 1—85.
- MILLER, G. S. JR., und KELLOGG, R. (1955): List of North American Recent Mammals. U.S. Nat. Mus. Bull. **205**.
- MOELLER, W. (1968): Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae Bonaparte, 1883. Zool. Jb. Anat. **85**, 411—528.
- MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena, 3. Aufl.
- MÜLLER, G. (1951/52): Die Herkunft der Bismarrratte. Wiss. Z. Martin Luther Univers. Halle-Wittbg. **1**, 129—37.
- (1952/53): Beiträge zur Anatomie der Bismarrratte. Ebenda **2**, 817—65.
- NIETHAMMER, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg.
- OLSEN, P. F. (1959 a): Muskrat breeding biology at Delta, Manitoba. Jour. Wildl. Mgt. **23**, 40—53.
- (1959 b): Dental pattern as age indicators in muskrat Jour. Wildl. Mgt. **23**, 228—31.
- OSGOOD, W. H. (1900): Results of a biological reconnaissance of the Yukon River Region. North Amer. Fauna **19**.
- PETERSON, R. L. (1966): The Mammals of Eastern Canada, Toronto.
- PREBLE, A. E. (1908): A biological investigation of the Athabaska Mackenzie Region. North Amer. Fauna **27**.
- REMPE, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.
- (1965): Lassen sich bei Säugetieren Introgressionen mit multivariaten Verfahren nachweisen? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **3**, 388—412.
- (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Z. wiss. Zool. **180**, 185—367.
- RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95.
- SABINE, J. (1823): Zoological appendix (to Franklins journey to the Polar Sea). London.
- SATHER, J. H. (1954): The dentition method of aging muskrats. Chicago Acad. Sci., Nat. Misc. **130**, 3 pp.
- (1956): Skull dimensions of the Great Plains muskrat. Jour. Mamm. **37**, 501—505.
- SCHOFIELD, R. D. (1955): Analysis of muskrat age determination methods and their application in Michigan, Jour. Wildl. Mgt. **19**, 463—466.
- SHANKS, CH. E. (1948): The pelt primeness method of aging muskrats. Amer. Midl. Nat. **39**, 179—187.
- SOOTER, C. A. (1946): Muskrats of Tule Lake Refuge, California. Jour. Wildl. Mgt. **10**, 68—70.
- STARCK, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formenwandels des Säugetierschädels. Z. wiss. Zool. **157**, 169—219.
- TERENTJEW, P. W. (1958): Die Anwendbarkeit des Subspeziesbegriffes bei der Erforschung der innerartlichen Variabilität. Sowjet-wiss. Naturwiss. Beitr. **933—45**.
- THOMAS, O. (1906): Suggestions for the Nomenclature of the Cranial Length Measurements and of the Check-Teeth of Mammals. Proc. Biol. Soc. Wash. **18**, 191—196.
- ULBRICH, J. (1930): Die Bismarrratte. Dresden.
- VARGA, L. R., und MIKA, F. (1937): Die Bismarrratte in der Umgebung von Sopron. Allat. Közlem. **34**, 1—13 (ungarisch).
- VENDELOO, N. H. C. VAN (1953): On the correlation between the masticatory muscles and the skull structure in the muskrat. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam **56**, 116—27 und 265—77.
- WALKER, E. P. (1968): Mammals of the World. Baltimore.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Jena.
- WILSON, W. O., und BROWN, W. L. (1953): The subspecies concept Syst. Zoology. **2**, 97—111.
- ZYGANKOW, D. S. (1955): Eine Methode zur Bestimmung des Alters und der Lebensdauer der *Ondatra*. Zool. Jour. **34**, 640—51 (russisch).

*Anschrift des Verfassers:* Dr. MANFRED PIETSCH, 23 Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität

# Ergebnisse der prae- und postnatalen Altersbestimmung beim ostafrikanischen Impala (*Aepyceros melampus* Lichtenstein, 1812)

Von D. ROETTCHER, R. R. HOFMANN und F. I. B. KAYANJA

*Aus dem Department of Veterinary Anatomy and Histology  
University of Nairobi, Kenya  
Head: Prof. Dr. R. R. Hofmann*

*Eingang des Ms. 28. 3. 1970*

## 1. Einleitung

Die Altersbestimmung bei europäischem Wild wird seit langer Zeit nach mehr oder weniger standardisierten Methoden durchgeführt und kann sich auf eine Vielzahl von Kriterien stützen, die von mehreren Untersuchungen nachgeprüft und hinreichend durch Vergleiche mit markierten oder in Gattern gehaltenen Tieren korrigiert wurden, deren Alter genau bekannt war.

HABERMEHL (1961) hat eine konzentrierte und umfassende Darstellung aller bis dahin bekannten Altersmerkmale der Haustiere, Pelztiere und der in Zentraleuropa heimischen Wildarten gegeben.

Ähnliche zusammenfassende Darstellungen oder Alterstabellen für die zahlreichen Wildarten besonders aus der Familie Bovidae GRAY, 1821, wie sie in Ostafrika vorkommen, gibt es nicht. Für viele Arten ist nicht einmal das genaue Höchstalter bekannt (HALTENORTH 1963), und Altersbestimmungen unter Anwendung mehrerer Parallelmethoden sind nur an wenigen Arten durchgeführt worden, die für den jeweiligen Untersucher aus anderen Gründen von besonderem Interesse waren. Das ist an erster Stelle das Weißbart-Gnu (*Connochaetes taurinus* BURCHELL, 1823), für das Alterskennzeichen von TALBOT u. TALBOT (1963) und von WATSON (1967) mitgeteilt wurden. SPINAGE (1967) gab eine detaillierte Darstellung des Zahnalters und des Hornwachstums beim Uganda-Wasserbock (*Kobus ellipsiprymnus* OGILBY, 1833), und CHILD (1964) untersuchte eine große Zahl von Impala-Schädeln (*Aepyceros melampus* LICHTENSTEIN, 1812) aus Rhodesien und bestimmte vor allem den Zahndurchbruch und -wechsel dieser Unterart.

Der Impala (Schwarzfersenantilope) ist eine der weitverbreitetsten mittelgroßen Boviden, und kommt nach HALTENORTH von Kenia und Uganda im Norden bis zum Südost-Kongo, Ruanda und Burundi im Westen und der Ostküste, im gesamten Zentral- und Südafrika bis Angola, Südwestafrika, Transvaal und der Kapprovinz mit insgesamt 6 Unterarten vor.

Aus besonderem Anlaß erschien es daher angezeigt, die von CHILD mitgeteilten Daten bis zum Alter von 2½ Jahren bei der in Rhodesien vorkommenden Unterart *Aepyceros melampus melampus* mit der von uns untersuchten Kenia-Unterart *Aepyceros melampus rendilis* LOENNBERG, 1912, zu vergleichen und womöglich durch weitere Kriterien zu ergänzen, vor allem aber die von europäischen Wildarten bekannten Altersmerkmale an voll ausgewachsenen, älteren Tieren zu untersuchen.

Das erschien notwendig, weil von Januar 1967 bis Dezember 1968 ein Untersuchungsprojekt an einer geographisch genau definierten, identifizierbaren und standorttreuen Impala-Popula-

tion nahe dem südlichen Ufer des Elmenteita-Sees im Kenia-Abschnitt des ostafrikanischen Grabens auf der Kekopey Ranch (Arthur Cole Ltd.) durchgeführt wurde.

Die wesentlichen Ziele dieses Projektes, das vom Veterinär-Anatomischen Institut in Zusammenarbeit mit der Wildschutzbehörde (Kenya Game Department) ausging und Mitarbeiter aus den Departments of Clinical Studies, Pathology and Microbiology and Botany der Universität Nairobi sowie aus der Forschungsabteilung der Wildschutzbehörde einschloß, waren die Untersuchung von jahreszeitlichen Veränderungen und Anpassungserscheinungen am Magen in Abhängigkeit von den Äsungsgewohnheiten (HOFMANN, 1970), Futterwahl und Bestimmung von Futterpflanzen (STEWART, 1970), die Erforschung des weiblichen Fortpflanzungszyklus sowie der Setzzeiten durch Untersuchung der jahreszeitlichen Veränderungen am gesamten weiblichen Geschlechtsapparat (KAYANJA, 1969) und die Bearbeitung entsprechender Merkmale beim männlichen Impala, die zur Zeit noch andauert.

Es war offensichtlich, daß eine der Hauptvoraussetzungen für die Auswertung der Ergebnisse eine angemessen zuverlässige und spezifische Altersbestimmung der Tiere war, wenn deren Organsysteme im Hinblick auf jahreszeitliche Veränderungen während der Trocken- und Regenzeiten Kenias beobachtet werden sollten.

Außerdem ist die Feststellung von Altersmerkmalen einer weitverbreiteten Tierart von wachsender praktischer Bedeutung, die dank ihrer Futtergewohnheiten, ihrer Stellung im Biotop sowie ihrer Fixierung an den jeweiligen Standort selbst unter beträchtlicher menschlicher Einflußnahme (Einzäunung, Bejagung) für ökonomisch tragbare Wildnutzungsverfahren besonders geeignet erscheint. Um den in Ostafrika tätigen Wildschutzbeamten, Biologen und Studenten bei der Feldarbeit relativ leicht anwendbare Daten zu vermitteln, wurden Methoden gewählt und mitgeteilt, die nicht kostspielige Geräte und größeren Zeitaufwand erfordern (ROETTCHER und HOFMANN, 1970).

## 2. Material und Technik

Über einen Zeitraum von zwei Jahren wurden in regelmäßigen Abständen von 14 Tagen jeweils zwischen 2 und 5 Impala erlegt, deren Decken und Wildpret über die Wildschutzbehörde der wirtschaftlichen Nutzung zugeführt wurden wie sie sonst durch die in Kenia geltenden Gesetze nicht möglich ist.

Von insgesamt 100 Tieren waren 42 männlichen und 58 weiblichen Geschlechts, die durch Auswahlabschuß alle Altersgruppen umfaßten, nämlich 52 aus der Gruppe zwischen zwei Wochen und etwa zweieinhalb Jahren, während die restlichen 48 Tiere der ausgewachsenen Gruppe zwischen zweieinhalb und etwa zwölf Jahren angehörten.

Sie alle entstammten einer Population von etwa 600, die innerhalb eines vom Farmbesitzer geographisch festgelegten Radius von einer Meile (1,6 km) lebt, nur geringfügigen Ortswechsel (maximal eine halbe Meile) vornimmt und einem Misch-Biotop angehört, der aus Hügeln und Kratern aus vulkanischem Gestein besteht. Letztere sind weitgehend von wilden Oliven und Kampferbüschen (*Torchananthus camphoratus* L.) bedeckt und wechselt mit grasbewachsenen Tälchen und Lichtungen, die eingezäunt sind (Paddock-System) und im Umtrieb von etwa 1000 Zeburindern beweidet werden.

Die prinzipielle Einteilung in die erwähnten zwei Haupt-Altersgruppen basierte sowohl auf dem von CHILD in Rhodesien festgestellten Alter, in dem das Ersatzgebiß vollständig ist, wie auf unseren eigenen Körpermaßen, den ausgeweiteten Tierkörpergewichten und den verschiedenen Altersmerkmalen, wie sie im Folgenden mitgeteilt werden.

Eine an Ort und Stelle während der Materialentnahme durchgeführte Altersschätzung, die auf allgemeinen Merkmalen basierte wie Körpergröße, Schneidezahn-Inspektion und (nach einem Schnitt durch den M. buccalis bis zum Unterkieferast) Besichtigung der Backenzähne einer Seite, sofern mit anderen Methoden verträglich, wurde nach detaillierten Vergleichsuntersuchungen später korrigiert und mit anderen Altersmerkmalen verglichen und adjustiert.

Sämtliche Köpfe, mit Ausnahme derer von sieben Tieren, die zum Zwecke der Präparation im Feld mit Formalin infundiert wurden (HOFMANN, 1966) und deren Alter erst später bestimmt werden konnte, wurden einem langsamen Mazerationsprozeß (Warm- und Kaltwasser) für etwa vierzehn Tage unterzogen. Die genau bezeichneten Unterkiefer und Oberschädel waren dabei in getrennten Behältern untergebracht, um Verwechslungen bei Zahnausfall zu vermeiden. Nach Entfettung und Bleichen wurden die vorher bezeichneten Zähne in ihre entsprechenden Alveolen eingeleimt.

Die Hörner der männlichen Impala-Antilopen, insbesondere derer unter drei Jahren, wurden vor der Mazeration und nach Heißwasserbehandlung von den Processus cornuales abgezogen, gezeichnet und nach beendeter Bearbeitung wieder aufgesetzt und befestigt.

### 3. Untersuchungsergebnisse

Unter Berücksichtigung aller von uns herangezogenen Altersmerkmale wurde festgestellt, daß der Kenia-Impala mit etwa 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren voll ausgewachsen ist; weibliche Tiere zwischen 2 und 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren, männliche Tiere meist etwas später, mit 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> bis 2<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Jahren. Davon unabhängig ist das noch nicht ganz beendete Hornwachstum und die Veränderungen des Habitus (Stärkung der Halsmuskeln, Haltung des Kopfes) beim männlichen Tier, wie sie auch von den Cerviden bekannt sind.

KAYANJA (1969) konnte feststellen, daß die weiblichen Tiere dieser Population, obwohl physisch noch nicht ausgewachsen, bereits im Alter von 12 bis 14 Monaten geschlechtsreif werden (erster (Oestrus) und sich damit in das typische jahreszeitliche Geschehen von Trocken- und Regenzeiten einordnen.

#### A. Ausgangsbasis, fetales Wachstum, praenatale Altersbestimmung

Da uns kein Impala mit einem bekannten Geburtsdatum zur Verfügung stand, mußte der Frage der Setzzeiten besondere Beachtung geschenkt werden. HALTENORTH (1963) nimmt an, daß die Setzzeit des Impala mit dem Anfang der großen Regenzeit zusammenfällt, CHILD (1964) ermittelte für den rhodesischen Impala die Monate November und Dezember als Hauptsetzzeit. KAYANJA (1969) wies für Zentralkenia zwei Hauptsetzzeiten nach, die etwa um März bis Mai bzw. Oktober bis Dezember liegen und mit der großen bzw. kleinen Regenzeit dieser Region zusammenfallen. Damit war zunächst ein Ausgangspunkt geschaffen, der auf Grund der nachfolgend mitgeteilten Ergebnisse der Altersbestimmung von Impalafeten in einer verlässlichen Voraussage von Geburtsdaten und damit Setzzeiten der untersuchten Population bestand und uns bis zum Alter von etwa 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren Altersbestimmungen mit einer Verlässlichkeit von plus oder minus zwei Monaten erlaubte.

Der Logarithmus der Scheitel-Steißlänge von 30 Impalafeten wurde in Beziehung gesetzt zum Logarithmus ihres Gewichtes (Abb. 1). Daraus ergab sich eine lineare Resultante nach der Formel  $y = 0,35 \times 0,42$ , wobei  $y$  dem Logarithmus der Scheitel-

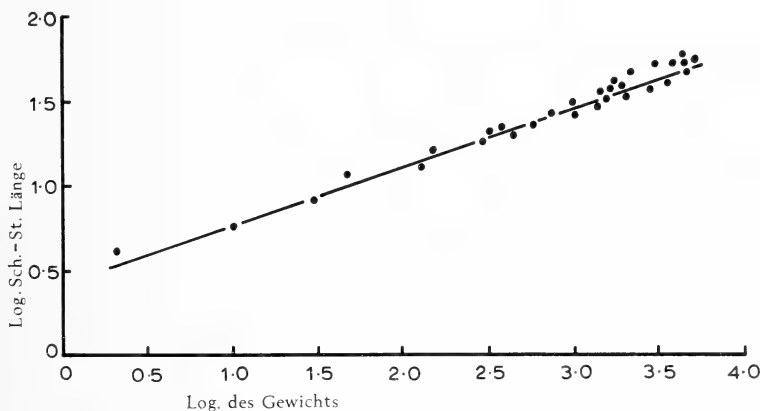


Abb. 1. Graphische Darstellung der linearen Beziehungen zwischen Scheitel—Steißlänge und Gewicht von Impalafeten

Steißlänge und  $x$  dem Logarithmus des Gewichts der Impalafeten entspricht. Der Bezugskoeffizient ist  $r = 0,90$  ( $0,005 > P > 0,0025$ ).

Zum Vergleich sei die Formel für Schaf-Feten angeführt:  $y = 0,30x + 0,62$ , die nach den Angaben von HUGGETT u. WIDDAS (1951) berechnet wurde. Beim Rind lautet die entsprechende Formel, basierend auf den Werten von HUGGETT u. WIDDAS sowie von ARTHUR (1964) wie folgt:  $y = 0,30x + 0,55$ .

Das durchschnittliche Geburtsgewicht des Impala liegt bei etwa 5000 g. HALTENORTH (1963) gibt die Tragzeit des Impala mit 195 Tagen an. HUGGETT u. WIDDAS stellten fest, daß die fetale Entwicklung während der wesentlichen Periode bis zur Geburt hinlänglich durch die allgemeine Formel  $W^{1/3} = a(t-t_0)$  ausgedrückt werden kann. Bei Anwendung ihres Annäherungswertes, wonach  $t_0 = 0,2 \times$  (Trächtigkeitsdauer) ist, beträgt der entsprechende Wert von  $t_0$  beim Impala 39 Tage. Unter der Voraussetzung, daß  $t_0 = 39$  ist, daß die Trächtigkeitsdauer 195 Tage beträgt und daß das Geburtsgewicht bei etwa 5000 g liegt, lautet die Formel für Impala  $W^{1/3} = 0,11(t-39)$ . Nach den Angaben von BUECHNER, MORRISON und LEUTHOLD (1966) lautet die Formel für den Uganda Kob (*Adenota Kob* ERXLEBEN, 1777)  $W^{1/3} = 0,09(t-48)$ . HUGGETT u. WIDDAS stellten die Formel  $W^{1/3} = 0,147(t-37)$  für das Schaf und  $W^{1/3} = 0,145(t-50)$  für das Rind auf.

Die Formel  $W^{1/3} = 0,11(t-39)$  wurde angewandt, um das ungefähre Geburtsdatum von Feten vorauszuberechnen, die von während der Trächtigkeit erlegten Impalas stammten. Zum Beispiel: ein Impalafetus wog 3000 g. Bei Anwendung der angeführten Formel ist  $W^{1/3} = 3000^{1/3} = 0,11(t-39)$ . Die Gleichung wurde aufgelöst, und  $t$  ergab 170 Tage als das berechnete Alter des betreffenden Fetus. Die Vorausberechnung des Geburtszeitpunkts wird auf Abb. 2 in Beziehung zur Niederschlagsmenge gesetzt. Die vorausberechneten Daten fallen hauptsächlich in die Zeiträume der großen oder kleinen Regenzeit.

Abb. 3 zeigt eine graphische Darstellung, die die Beziehungen zwischen Gewicht, Scheitel-Steißlänge und dem angenommenen Alter von Impalafeten wiedergibt. Sie

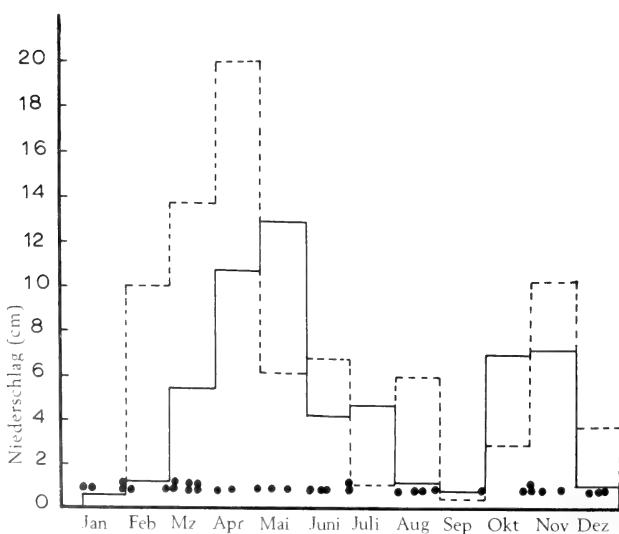


Abb. 2. Graphische Darstellung der Niederschlagsmenge in den Jahren 1967 (ausgezogene Linien) und 1968 (gestrichelt) in Beziehung zu den vorausberechneten Geburtsdaten von 35 Impalafeten

erlaubt die Bestimmung des Alters von Feten während der 2. Hälfte der Entwicklung.

Impalafeten sind haarlos bis zu einer Größe von etwa 40 cm und einem Gewicht von nahezu 2000 g. Diese Werte entsprechen einem Entwicklungsalter von etwa 150 Tagen. In diesem Stadium finden sich Haare auf dem Kopf über der Regio frontalis von zwischen den Augen (orale Begrenzung) bis zu den Ohren. Feten von einer Größe zwischen 41 und 45 cm Scheitel-Steißlänge sind behaart mit Ausnahme der Gliedmaßen distal der Karpal- bzw. Tarsalgelenke. Feten von mehr als 45 cm



Länge, d. h. einem Entwicklungsalter von etwa 160 Tagen, waren im allgemeinen völlig behaart. Die sich entwickelnden Hornknospen von männlichen Feten waren bereits zu diesem Zeitpunkt deutlich sichtbar und imponierten kurz vor der Geburt als rundliche, flache, pigmentierte Erhebungen etwa 1 cm Durchmesser, von charakteristischen Haarwirbeln umgeben (Abb. 4).

**B. Postfetale Entwicklungs- und Altersmerkmale**

HABERMEHL (1961) wies auf die Grenzen und unabänderlichen Unsicherheiten hin, die notwendigerweise allen bewährten Methoden der Altersbestimmung anhaften. Die von uns aufgestellten Ergebnisse werden in diesem Bewußtsein mitgeteilt, daß nämlich auch unter dem (mit unterschiedlichen, parallel angewandten Methoden) ermittelten Alter „nicht das wirkliche Lebensalter, sondern das Merkmalalter zu verstehen ist“ (HABERMEHL).

Die folgenden Merkmale wurden untersucht, um das Alter der fraglichen Impalas zu ermitteln: Veränderungen an den Zähnen, den Hörnern, am Schädel und an Röhrenknochen.

*a. Altersbestimmungen nach den Veränderungen an den Zähnen (Durchbruch, Wechsel, Hochwachsen und Abnutzung)*

Die Zahnformel des Impala entspricht der der drei Hauswiederkäuer und auch der zahlreicher wildlebender Ruminantia;

sie lautet für das Ersatzgebiß:  $OI \ OC \ 3P \ 3M = 32$  Zähne

$3I \ 1C \ 3P \ 3M$

und für das Milchgebiß:  $Oi \ Oc \ 3p = 20$  Zähne

$3i \ 1c \ 3p$

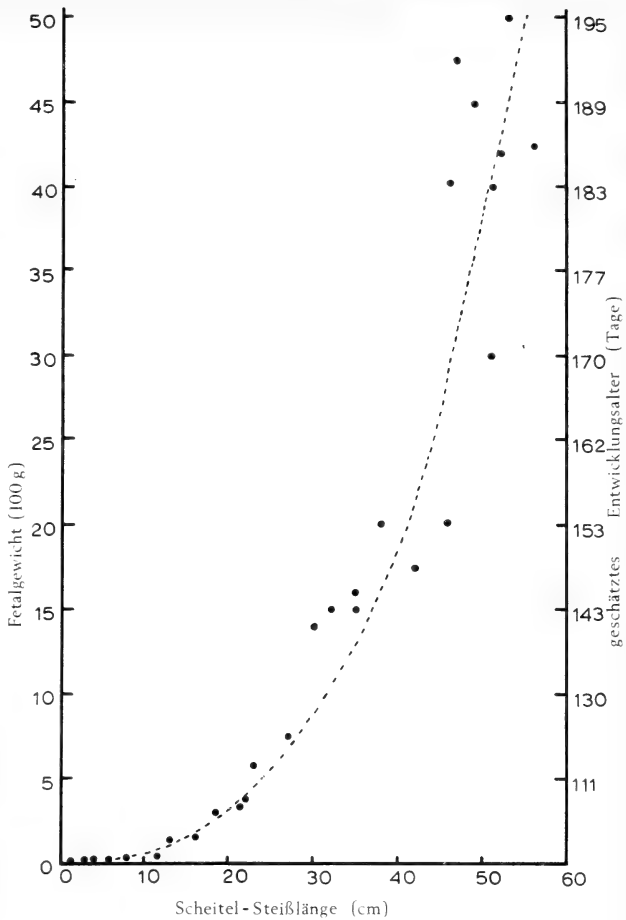


Abb. 3. Graphische Darstellung der Beziehungen von Fetalgewicht, Scheitel—Steißlänge und Entwicklungsalter von Impalafeten in der 2. Hälfte der Trächtigkeit



Abb. 4. Dorsalansicht des Kopfes eines vollentwickelten männlichen Impalafetus kurz vor der Geburt mit den Hornknospen in der Regio frontalis

Ähnlich den Hauswiederkäuern und dem Rotwild können beim Impala die Schneidezähne ebenso wie die Backenzähne zur Altersbestimmung herangezogen werden.

Das neugeborene Impalalamb besitzt bereits sämtliche Milchschneidezähne (einschließlich der funktionell und morphologisch adaptierten Canini). Die Milchpraemolaren, besonders p2 und p3 zeichnen sich durch das gespannte Zahnfleisch bereits ab, sind aber noch nicht durchbrochen (Abb. 5).

Im Verlauf des 1. bis 2. Lebensmonats brechen die Milchpraemolaren in der Reihenfolge p2, p3, p4 (dreiteilig!) durch, wobei p4 des Oberkiefers in der 6. bis 8. Woche den Abschluß bildet (Abb. 6.). Die Milchpraemolaren sind im Alter von 3 Monaten völlig hochgewachsen.

Mit 4 bis 5 Monaten bricht M1 als erster bleibender Zahn durch und ist mit 6 Monaten im Unterkiefer (Abb. 7), mit 7 bis 8 Monaten auch im Oberkiefer hochgewachsen.

Im Alter von 8 bis 11 Monaten erscheint der M2 im Unterkiefer und ist einen Monat später hochoewachsen (Abb. 8); der des Oberkiefers bricht zwischen dem 9. und 12. Lebensmonat durch und ist mit 14 Monaten hochgewachsen. Zu dieser Zeit zeigt der dreiteilige p4 deutliche Abnutzungserscheinungen, besonders an den lingualen Schmelzhöckern und den Kunden.

Die Milchschneidezähne werden im Zeitraum zwischen dem 16. und 25. Lebensmonat gewechselt; und zwar erscheinen die inneren Mittelzähne (I1) mit 15 bis 18 Monaten, die äußeren Mittelzähne (I2) mit 18 bis 22 Monaten, die Eckschneidezähne (I3) mit 20 bis 23 Monaten und schließlich die Eckzähne (C) mit 23 bis 25 Monaten.

Innerhalb des gleichen Zeitraumes, im Alter von etwa 18 Monaten, bricht der M3 des Unterkiefers durch und für gewöhnlich drei bis vier Monate später, mit 19 bis 26 Monaten, folgt der M3 des Oberkiefers; alle M3 sind dreiteilig. Außerdem beginnt mit etwa 18 Monaten der Wechsel der



Abb. 5. Kopf eines vollentwickelten männlichen Impalafetus kurz vor der Geburt mit eröffnetem Vestibulum buccale: Milchschneidezähne durchgebrochen, Milchpraemolaren noch vom Zahnfleisch bedeckt. H = Hornknospe

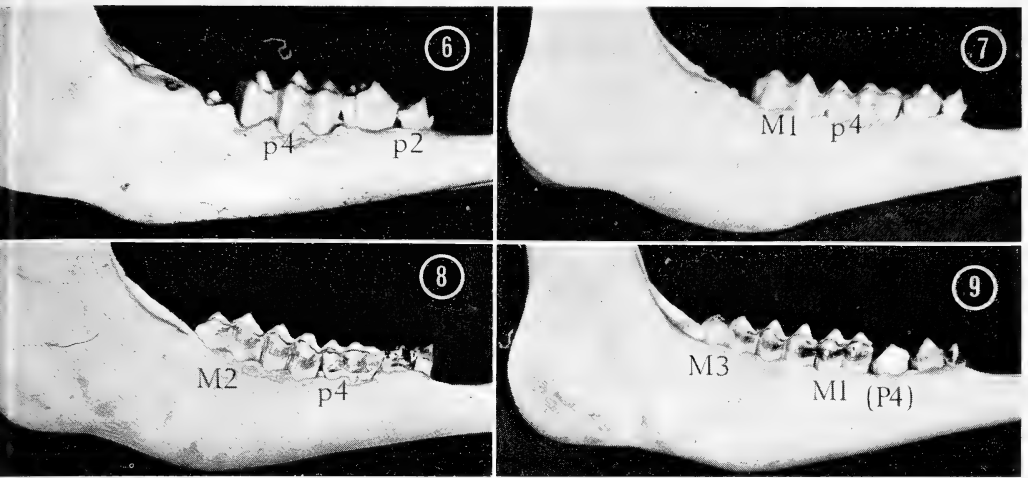


Abb. 6. Rechte Unterkieferhälfte eines 2 Monate alten weibl. Impala mit allen Milchprämolaren durchgebrochen — Abb. 7. Rechte Unterkieferhälfte eines 6 Monate alten weiblichen Impala mit allen Milchprämolaren sowie M1 durchgebrochen und hochgewachsen — Abb. 8. Rechte Unterkieferhälfte eines 13 bis 14 Monate alten männlichen Impala. M2 durchgebrochen und hochgewachsen, p4 stark abgerieben — Abb. 9. Rechte Unterkieferhälfte eines ca. 22 Monate alten männl. Impala. M3 durchgebrochen, aber aboral noch nicht völlig hochgewachsen; p4 gewechselt, P4 noch nicht ganz durchgebrochen

Praemolaren (im Unterkiefer), der erst mit 30 Monaten nach dem Durchbruch und Hochwachsen des *zweiteiligen* P4 abgeschlossen ist. Abb. 9 zeigt die Situation vor Durchbruch des P4.

Somit ist das Ersatzgebiß des Impala im Alter von etwa  $2\frac{1}{2}$  Jahren (bei weiblichen Tieren meist früher als bei männlichen) vollständig ausgebildet.

Nachdem der Impala die sexuelle und physische Reife erlangt hat, wird die Altersbestimmung am vollständigen Ersatzgebiß schwieriger. Alle Altersangaben erfordern einen größeren Spielraum und können nicht als absolute Werte angesehen werden. Unter Berücksichtigung aller von uns angewandten Methoden teilen wir unsere Bestimmungsergebnisse an erwachsenen Impalas mit aller gebotenen Vorsicht als Annäherungswerte mit. Das Alter von Tieren bis zu etwa 8 Jahren wird mit einer Genauigkeit von  $\pm$  sechs Monaten angegeben, bei älteren Tieren  $\pm$  ein oder sogar zwei Jahren. Wir nehmen an, daß die Kenia-Unterart des Impala ein Höchstalter von 12 bis 15 Jahren hat. Die Tabellen 1 und 2 geben in zusammenfassender Form alle Altersmerkmale wieder.

Die Abnutzungserscheinungen an den *Schneidezähnen* mit charakteristischen Veränderungen der Reibflächen sind auf den Abb. 10 bis 15 dargestellt. Sie beginnen am I1 und verändern mit wachsender Abnutzung der schaufelförmigen Zahnkronen schließlich die Umrißform der Reibfläche bzw. der Krone, bei deren völligem Verschwinden das Tier sein Höchstalter erreicht hat.

Schneidezähne (und Eckzähne) lockern sich und fallen zusehends aus, wenn mit etwa 12 bis 14 Jahren die mittleren Schneidezähne (I1) zu kronenlosen, rundlichen Stümpfen abgerieben sind.

An den *Backenzähnen* wird die Abreibung stets zuerst am M1 des Unterkiefers sichtbar, bei dessen völliger Aushöhlung der Impala etwa 12 Jahre alt ist (Tabelle 2).

Mit etwa 3 Jahren (Abb. 16) zeigen sich deutliche Abreibungserscheinungen an der vorderen Hälfte von M1, dessen enge Kunde noch sichtbar ist. Geringer ist der Ab-schliff an P4.

Tabelle 1  
Altersbestimmung des Impala bis 2 1/2 Jahre

Alter	Schneidezähne + Can.	Prämolaren	Molaren	Hörner	Schädel	andere Merkmale
bei der Geburt	alle Milchschneidezähne	—	—	Knopfformung	Nähte weit offen Verhältnis 4 : 2	Nabelstrang bis 3./4. Tag
2 Wochen	alle d + c hochgewachsen	p <sup>2</sup> , p <sup>3</sup> durchgebrochen	—	Hornwülste	Nähte weit offen Verhältnis 4 : 2	—
4 Wochen	alle d + c hochgewachsen	p <sup>4</sup> bricht durch	—	Hornwülste	Nähte weit offen Verhältnis 4 : 2	—
2 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Unterkiefer hochgewachsen	—	ca. 5 cm	Nähte weit offen Verhältnis 4 : 2	—
4 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Oberkiefer hochgewachsen	M1 bricht im Unterkiefer durch	gerade, 7 cm	Nähte weit offen Verhältnis 4 : 2	Fersenhöcker 30 cm hoch
5 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Oberkiefer hochgewachsen	M1 bricht im Oberkiefer durch	gerade, bis zu 10 cm	Nähte offen Verhältnis 6 : 2	Fersenhöcker 30 cm hoch
6 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Oberkiefer hochgewachsen	M1 im Unterkiefer hochgewachsen	gerade, 12 bis 13 cm	Nähte offen Verhältnis 6 : 2	Fersenhöcker 37 bis 38 cm hoch
8 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Oberkiefer hochgewachsen	alle M1 hochgewachsen, M2 bricht im Unterkiefer durch	leicht geschwungen	Nähte offen Verhältnis 6 : 2	Fersenhöcker 37 bis 38 cm hoch
10 Monate	alle d + c hochgewachsen	alle p im Oberkiefer hochgewachsen	M2 bricht im Oberkiefer durch	erste Schmuckringe	Nähte offen Verhältnis 6 : 2	Fersenhöcker 37 bis 38 cm hoch
12 Monate	alle d + c hochgewachsen	p <sup>3</sup> und p <sup>4</sup> mit deutlichen Abnutzungsbändern	alle M2 durchgebrochen im Unterkiefer hochgewachsen	erste 4 bis 5 Schmuckringe	Verhältnis 6,5 : 2	Fersenhöcker 37 bis 38 cm hoch
15 Monate	I1 wechselt	alle p abgerieben	alle M2 hochgewachsen	Geschwungen 26 bis 28 cm	Verhältnis 6,5 : 2	weibliche Tiere geschlechtsreif

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Alter	Schneidezähne + Can.	Prämolaren	Molaren	Hörner	Schädel	andere Merkmale
18 Monate	I2 wechselt	P2 wechselt im Unterkiefer	M3 bricht im Unterkiefer durch	Vorwärtsbiegung, nahezu endgültige Form	Verhältnis 7 : 2	männliche Tiere geschlechtsreif; Röhrenknochen vermindertes Wachstum
21 Monate	I3 wechselt	P3 wechselt im Unterkiefer, P2 im Oberkiefer	M3 bricht im Oberkiefer durch	Vorwärtsbiegung, nahezu endgültige Form	Verhältnis 7 : 2	Fersenhöcker 39 bis 41 cm hoch, Epiphysenfugen schließen sich bei weiblichen Tieren
24 Monate	C wechselt	P3 wechselt im Oberkiefer	M3 bricht im Oberkiefer durch	endgültige Form	Verhältnis 7 : 2	Fersenhöcker 39 bis 41 cm hoch
30 Monate	alle Schneidezähne hochgewachsen	P4 gewechselt, P3, P2 hochgewachsen	alle M hochgewachsen	endgültige Form	Verhältnis 7 : 2	Fersenhöcker 40 bis 42 cm hoch, Epiphysenfugen schließen sich bei männlichen Tieren

Wenn der Impala etwa 4 Jahre alt ist (Abb. 17), ist die vordere Kunde des M1 im Unterkiefer völlig verschwunden. M2 und P4 zeigen deutlichere Abreibungsspuren, deren linguale Schmelzhöcker niedriger und abgerundeter erscheinen.

Mit etwa 5 Jahren (Abb. 18) sind die Kunden auch im aboralen Teil des M1 verschwunden. Die Abreibung erfaßt verstärkt beide Nachbarzähne und greift von P4 auf P3 über.

Im Alter von etwa 6 Jahren (Abb. 19) sind die Kunden von M2 und P4 nur noch als Spuren zu erkennen, und die aboral und oral fortschreitenden Abnutzungserscheinungen ergreifen M3 und P2 in wechselndem Maße, so daß größere Vorsicht bei der Altersbestimmung älterer Impalas geboten ist.

Wenn die Kunden auch des M2 bis auf Spuren und die der Prämolaren völlig verschwunden sind und die mittleren Backenzähne (M1, P4) glatt und niedrig sind (Abb. 20), ist der Impala 8 bis 10 Jahre alt.

Beim alten Impala von 10 bis 12 Jahren sind die linguale und labiale Kauränder glatt. Die Kunden verschwinden zum aboralen Teil des dreiteiligen M3 hin. Die Abreibung von P4 und M1, besonders im Unterkiefer, erreicht das Stadium, in dem die Zähne sich in ihre Wurzeinheiten aufteilen. Wie aus Abb. 21 im Vergleich zu Abb. 18 hervorgeht, laufen diese Prozesse am Oberkiefer etwas langsamer (ca. 12 bis 18 Monate) ab als am Unterkiefer.

Das Außenrelief des Unterkiefers wird im hohen Alter deutlicher durch stärkeres Hervortreten von Muskelleisten (cristae musculares), an denen die Sehnen des M. masseter

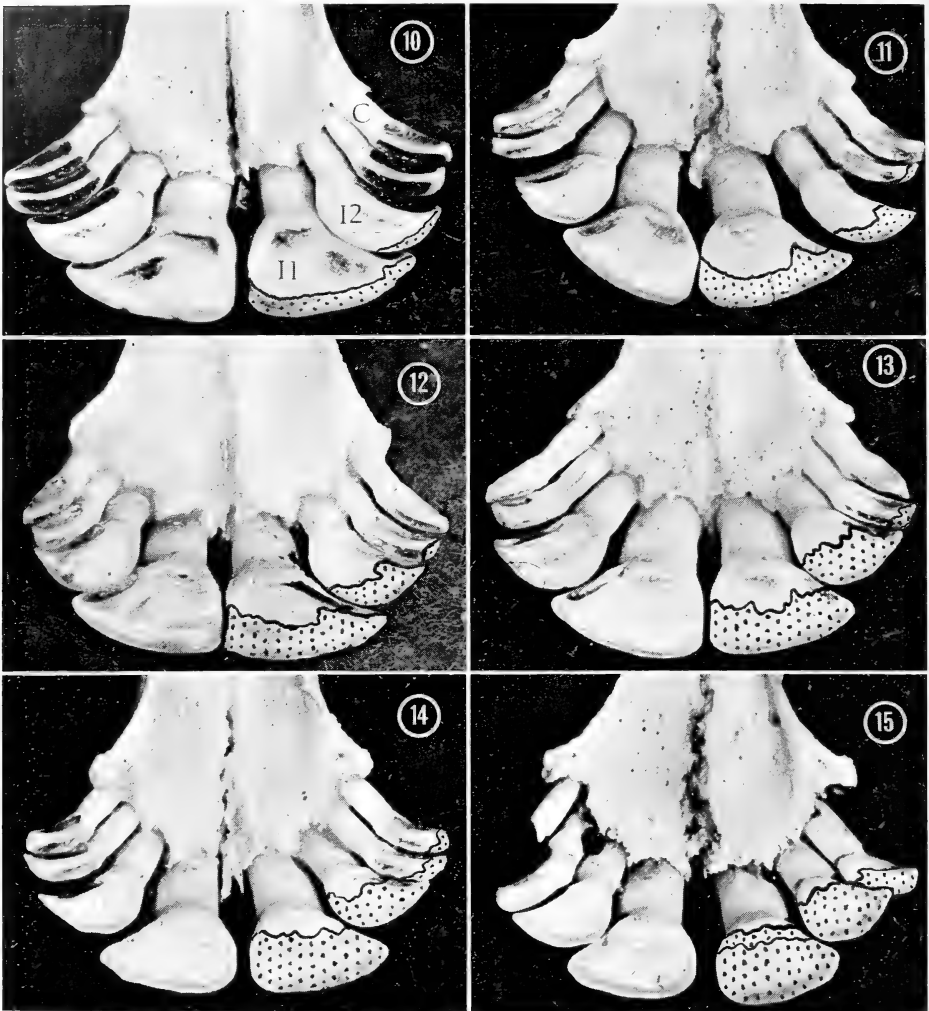


Abb. 10. Ersatzschneidezähne und Eckzähne eines ca. 2jährigen männl. Impala. I1 und I2 mit schmalen Abreibungsband. Schmelzabreibungszone rechts gepunktet — Abb. 11. Schmelzabreibung der Schneidezähne eines ca. 4jährigen männl. Impala — Abb. 12. Schmelzabreibung der Schneidezähne eines ca. 5jährigen weibl. Impala — Abb. 13. Schmelzabreibung der Schneidezähne eines ca. 6jährigen weibl. Impala. Vergl. die Form der Kaufläche mit Abb. 12 — Abb. 14. Schmelzabreibung der Schneidezähne eines ca. 7- bis 8jährigen männl. Impala — Abb. 15. Schmelzabreibung der Schneidezähne eines ca. 10- bis 12jährigen männl. Impala. Die gesamte Kaufläche von I1 und I2 ist ohne Schmelzüberzug, die Form nahezu oval

insinieren, der beim Wiederkauen der Tiere mit weitgehend abgeriebenen Backenzähnen stärker beansprucht wird.

#### b. Veränderungen an den Hörnern

Beim Impala trägt bekanntlich nur das männliche Tier Hörner, die, wie oben gezeigt wurde, bereits kurz vor bzw. bei der Geburt als flache Knospen sichtbar sind und besonders im ersten Lebensjahr ein rapides Wachstum zeigen.

Tabelle 2

Zahnabreibung im Unterkiefer

Alter	Abreibungsband an den Schneidezähnen	Edzahn-Abreibung	Abreibung an P2 P3	Abreibung P4	Abreibung M1	Abreibung M2	Abreibung M3
3 Jahre	schmal	keine	ohne	wenig	deutlich in vord. Hälfte	wenig	keine
4 Jahre	weiter (etwa ein Drittel der Reibfläche)	keine	P3 wenig	deutlich	vordere Kunden verschwunden	deutlich	wenig
5 Jahre	ca. Hälfte der Reibfläche von I1 und I2	wenig	P3 deutlich	deutlich	beide Kunden verschwunden	deutlich	wenig
6 Jahre	breit an I1 – I3	wenig	stärkere Abreibung	Kunden nur noch als Spuren	glatte, ebene Kauffläche	Kunden nur noch in Spuren	deutlich
7 Jahre	fast gesamter Kronenschmelz abgerieben	deutlich	starke Abreibung	Kunden verschwunden	ausgehöhlte Kauffläche	vordere Kunden verschwunden	vordere Kunden als Spuren
8 Jahre	I1, I2 ohne Kronenschmelz, Reibfläche dreieckig	deutlich	alle Kunden verschwunden	Kunden verschwunden	ausgehöhlte Kauffläche	alle Kunden verschwunden	vordere Kunden verschwunden
9–10 Jahre	I1, I3 ohne Kronenschmelz, Reibfläche dreieckig	stark	glatt	glatt	ausgehöhlte Kauffläche	alle Kunden verschwunden	mittlere Kunden verschwunden
11–12 Jahre	Kronen fast völlig abgerieben, Reibfläche oval, locker	Schmelzkrone abgerieben	ohne Höcker	ausgehöhlt	bis zu den Wurzeleinheiten abgerieben	glatte Kauffläche	hintere Kunden verschwunden
12–15 Jahre	lockere und zusehends ausfallende Stümpfe	Stümpfe	ohne Höcker	bis zur Wurzel abgerieben	völlig abgerieben oder ausgefallen	ausgehöhlte Kauffläche	glatte Kauffläche

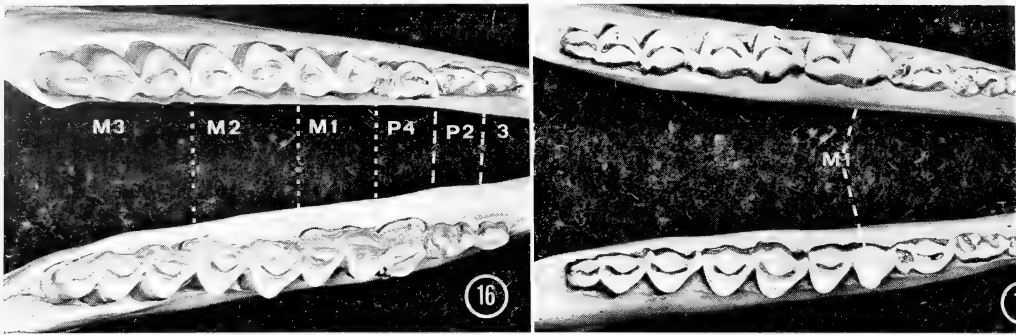


Abb. 16. Kaufläche der Unterkiefer-Backenzähne eines 3jährigen männl. Impala. Deutliche Abreibung an P4 und M1, Kunden der oralen Hälfte von M1 nur noch als Spuren — Abb. 17. Kaufläche der Unterkiefer-Backenzähne eines 4jährigen weibl. Impala. Kunden von M1 verschwunden (oral) bzw. eingeeengt (aboral)

Größe und Form der Hörner gehören zu den für die Lebendbeobachtung dieser Art wichtigsten Altersmerkmalen, weshalb deren Veränderungen an anderer Stelle ausführlicher dargestellt wurden (ROETTCHER und HOFMANN 1970).

In den ersten 2 bis 3 Lebensmonaten wachsen die Hornkegel als nahezu solide Gebilde des Integuments, während die Processus cornuales des Stirnbeins erst im 2. Lebensmonat, nach außen und oben wachsend, mit apophysischem Wachstum deutlich hervortreten. Weil sie ohne knöcherne Grundlage sind, gehen die kurzen Hornzapfen ganz junger Impalas leicht verloren.

Mit etwa vier Monaten ist der Stirnbeinfortsatz schon ca. 2,5 cm lang, während seine konische, gerade Hornscheide bereits 6 bis 7 cm lang ist. Die Abb. 22 zeigt repräsentative Beispiele für das Hornwachstum zwischen 4. und 9. Monat. In dieser Zeit wachsen die Hörner ca. 2 bis 3 cm pro Monat, und erst im 7. oder 8. Monat beginnen sie sich leicht einwärts zu biegen, sind dann aber bereits 15 bis 16,5 cm lang.

Es ist nicht möglich, beim Impala echte Jahresringe festzustellen, wie sie besonders vom Rind, aber auch von der Gemse bekannt sind. Die glatte Außenfläche der Hörner verändert sich basal mit etwa 10 bis 11 Monaten, wenn die ersten Schmuckringe erscheinen, wie sie später in größerer Zahl für die Impalahörner charakteristisch sind.

Im 2. Lebensjahr wachsen die Hörner durch verstärktes laterales Wachstum an den Spitzen mehr aufeinander zu (Abb. 23), und mit etwa 17 bis 18 Monaten erfolgt die erste Beugung der Hornachse (kranialkonvex), während sich die Schmuckringe auf 5 bis 6 vermehrt haben. Im Alter von etwa 2 Jahren hat der Impala noch nicht völlig ausgeformte Hörner, deren innere Länge bei der von uns untersuchten Population nur geringe Schwankungen zwischen 50–52 cm aufwies und die beiderseits 9 bis 13 Schmuckringe besaßen. Wenig später, bei einem „Zahnalter“ von 26 bis 27 Monaten, erhalten die Hörner nach einer weiteren Biegung und Rotation um ihre Längsachse die typische Lyraform.

Physisch und sexuell ausgereifte Impalaböcke, d. h. über 3 Jahre alt, zeigen schließlich die endgültige Entwicklung der Hörner, deren Unterschiede nach Form und Länge nicht mehr ein Ausdruck des Alters, sondern des Standorts, fortgesetzt guter physischer Kondition und guter Futterverfügbarkeit sind. Wie die entstehenden Ringe an der Hornbasis ausgewachsener Impalas zeigen, wachsen die Hörner vom 3. Lebensjahr ab nur noch sehr langsam. Die Hörner wirklich alter Böcke (über 6 Jahre) zeigen viele Kampfesnarben und Abnutzungerscheinungen an den Spitzen und an den Schmuckringen (16 bis 20 beim Erwachsenen), die das typische Territorial- und Aggressions-



verhalten, wie es von SCHENKEL (1966) beschrieben wurde, reflektieren, zu dem u. a. das Einstechen der Hörner in den Boden gehört.

c. Altersmerkmale am Skelett

Um die auf Gebiß- und Hornmerkmalen basierende Altersbestimmung durch zusätzliche Kriterien zu ergänzen und womöglich besser zu fundieren, wurden Vergleichsuntersuchungen an den Schädel- und Röhrenknochen der verfügbaren Tiere durchgeführt.

Bekanntlich verändern sich Form, Anordnung und Größe der *Schädelknochen* bei den Pflanzenfressern, und so auch beim Impala, in den ersten Lebensmonaten in signifikanter Weise. Das beim Neugeborenen verhältnismäßig große Neurokranium wird besonders in den ersten sechs Lebensmonaten in der Entwicklung vom Splancho- kranium überholt. Diese beachtliche Umgestaltung des anfänglich kleinen Gesichtsschädels

wird notwendig, um die mahelnden, relativ großen Backenzähne unterzubringen, die in rascher Folge durchbrechen, und um gleichzeitig mit der stärkeren Umstellung auf pflanzliche Nahrung die notwendigen breiten Ansatzflächen für die kräftigen Kaumuskeln (*M. masseter* und *M. pterygoideus*) zu entwickeln.

Noch beim 8 Wochen alten saugenden Impalalalb, das jedoch bereits regelmäßig das in und kurz nach der Regenzeit saftige Pflanzenmaterial aufnimmt, ist das Verhältnis von Splancho- zu Neurokranium 4:2, d. h. nahezu die Hälfte des im Hirnbereich stark gewölbten Schädels bzw. ein Drittel

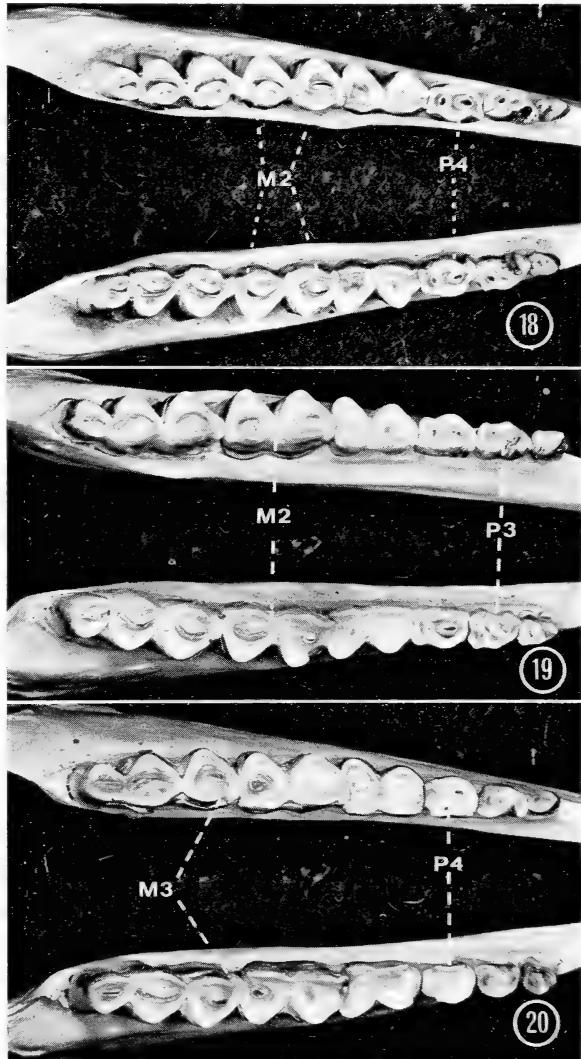


Abb. 18. Kaufläche der Unterkiefer-Backenzähne eines 5jährigen männl. Impala. Kunden von M1 völlig verschwunden, von M2 und P4 eingeengt — Abb. 19. Kaufläche der Unterkiefer-Backenzähne eines 6- bis 7jährigen männl. Impala. Kunden von M2, P4 und P3 nur noch als Spuren — Abb. 20. Kaufläche der Unterkiefer-Backenzähne eines 8- bis 10-jährigen weibl. Impala. M3 in fortgeschrittenem Stadium der Abreibung (enge Kunden), alle Prämolaren, M1 und orale Hälfte des M2 ohne Kunden

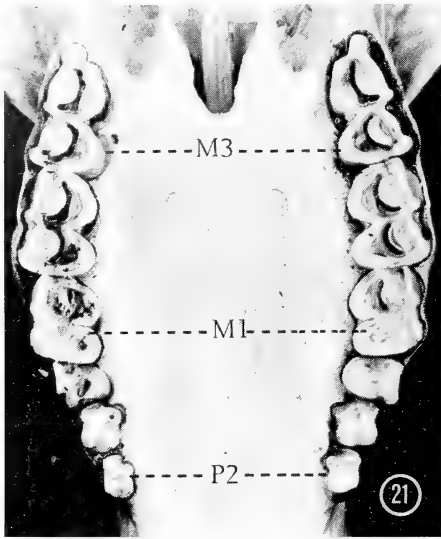


Abb. 21. Kaufläche der Oberkiefer-Backenzähne eines 5- bis 6jährigen weiblichen Impala (vergl. Abb. 18)

7. bis 9. Lebensjahr wird es schwierig, die Abgrenzung der miteinander verwachsenden Schädelknochen zu erkennen. Fortschreitende Verwachsungen treten vom 8. Lebensjahr chronologisch an den folgenden Nähten auf:

1. Sutura maxillozygomatica
2. Sutura palatomaxillaris
3. Sutura intermaxillaris
4. Sutura interpalatina und schließlich bei alten Tieren (9 bis 10 Jahre) auch an der Sutura sagittalis.

Das Längenwachstum der Röhrenknochen ist am ausgeprägtesten zwischen Geburt und 18 Monaten. Der Humerus des Neugeborenen ist 10 bis 10,5 cm, der Femur 12,5 bis 12,9 cm lang. Beim 18 Monate alten Impala betragen die entsprechenden Werte 16 bis 17,2 cm (Humerus) und 21 bis 22,5 cm (Femur), und beim Erwachsenen sind es 16,5 bis 17,8 bzw. 22 bis

seiner Länge wird vom Hirnschädel eingenommen. Mit 6 Monaten ist das Verhältnis bereits 6:2, und bei nunmehr langsamer Verschiebung zugunsten des Gesichtsschädels (siehe auch Tabelle I) ergibt sich beim ausgewachsenen Tier schließlich ein Verhältnis von 7:2. Abb. 24 gibt diese Veränderungen durch Einzeichnung der trennenden Lamina cribriformis des Ethmoids wieder.

Das Längenwachstum des Unterkiefers erfolgt aus gleichem funktionellen Anlaß besonders rasch in den ersten 6 bis 8 Monaten. Zwischen Geburt und der Erlangung der physischen Reife verdoppelt der Impala-Unterkiefer seine Länge von etwa 10 cm auf 20 bis 21 cm.

Die bei weiblichen Tieren bis zum Ende des 2. Lebensjahres und beim männlichen Impala bis ins 3. Lebensjahr hinein offenen Schädelnähte schließen sich allmählich, bleiben jedoch bei Tieren der mittleren Altersgruppe alle deutlich sichtbar. Erst im



Abb. 22. Hornentwicklung beim männl. Impala zwischen 4 und 8 Monaten (Stadium des konischen, geraden Wachstums) —  
Abb. 23. Entwicklung der Hornform beim männlichen Impala zwischen 14. und 27. Monat (Auftreten von Schmuckringen und deren Zunahme)

24 cm. Der Schluß der Epiphysenfugen dieser beiden Röhrenknochen erfolgt beim weiblichen Tier mit 20 bis 24 Monaten, beim männlichen Tier erst mit 27 bis 34 Monaten.

Die Maße für den Abstand zwischen Sohle und Fersenhöcker sind der Tabelle I zu entnehmen.

#### 4. Diskussion

Mit CHILD (1964) sind wir der Ansicht, daß die Altersbestimmung beim Impala mit verlässlicher Sicherheit bis zum Alter des vollständigen Ersatzgebisses, d. h. bis zu ca. 2½ Jahren durchgeführt

werden kann. Unter Berücksichtigung aller untersuchten Merkmale ließ sich daher für den Kenia-Impala eine Altersbestimmung-Tabelle aufstellen, die an 52 Tieren nachgeprüft wurde und Abweichungen zu den von CHILD aus Rhodesien mitgeteilten Daten aufweist (Tabelle 1). Das bezieht sich vor allem auf die Angabe, wonach beim rhodesischen Impalalalb der M1 bereits mit 1½ bis 2 Monaten durchbricht. Hierbei führt CHILD besonders Beobachtungen an Kälbern mit bekanntem Alter, offenbar in Gefangenschaft gehaltenen, an. Da keines der von uns untersuchten Kälber, deren Altersmerkmale auf unter vier Monate hindeuteten (besonders auch das Hornwachstum) den Durchbruch des M1 zeigten, nehmen wir an, daß es sich bei CHILD's Angaben um atypische Frühreife-Erscheinungen handelt, wie sie von gezähmten Ungulaten bekannt sind. Seine Angaben, daß die Hörner beim männlichen Impala erst mit etwa 4 Monaten erscheinen, wo sie nach unseren Untersuchungen bei sieben Tieren bereits als 6 bis 7 cm lange Zapfen mit knöcherner Grundlage imponieren, kann auch durch die Untersuchung von neun ausgetragenen Feten widerlegt werden, die alle die auf Abb. 4 gezeigte Entwicklung der Hörner bestätigen.

Die Altersbestimmung bei Tieren der erwachsenen Altersgruppe, die CHILD nicht berücksichtigt, kann sich auf vergleichbare, umfangreiche Untersuchungen an anderen Wiederkäuerarten (BALLAUF 1915; OTTO 1920; MARTENS 1921; MÜLLER-USING 1932; VOGEL 1959 zit. bei HABERMEHL, 1961) stützen und ist aus praktischen Gründen notwendig, auch wenn sie nicht den Zuverlässigkeitsgrad wie im Entwicklungsalter besitzen kann (Tabelle 2).

VOGEL (1959) hebt die für die Zahnaltersbestimmung beim Reh (und sicherlich auch für andere Wiederkäuer) bedeutsame ungleiche Benutzung der beiden Kieferhälften aus unterschiedlichen Ursachen hervor, die zu stärkeren Abnutzungserscheinungen auf der bevorzugten Seite führen und schlägt einen Mittelwert-Deutungsschlüssel vor. Wie auch aus den Abb. 16 bis 20 hervorgeht, sind diese Ungleichheiten beim Impala relativ gering und liegen innerhalb der von uns angesetzten Toleranzgrenze von einem bzw. zwei Jahren.

Die von HABERMEHL (1961) angeführten Unterschiede in der Abreibung bei Feld- und Waldrehen sind zwar vergleichsweise für die von uns untersuchte Impalapopula-

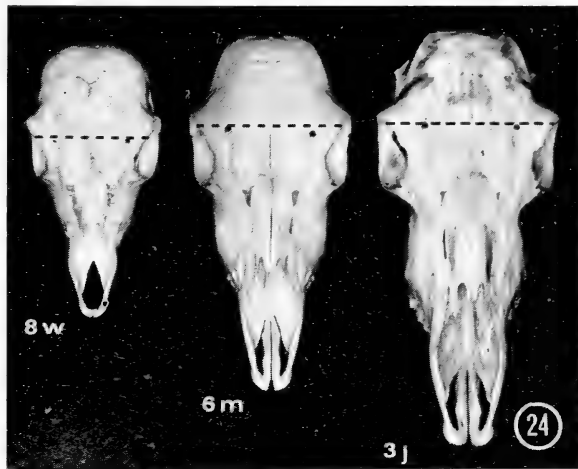


Abb. 24. Altersveränderungen der Schädelform besonders im Verhältnis von Neuro- zu Splanchnokranium beim weiblichen Impala (8 Wochen, 6 Monate und 3 Jahre alt); die gestrichelte Linie markiert die Siebplatte des Ethmoids

tion von geringer Bedeutung; denn wie AZAVEDO und AGNEW (1968) nachwiesen, ernährt sich diese Population fast ausschließlich von Gras und von maximal nur 8% Blättern und Kräutern, vor allem in der Trockenzeit. Dagegen ergaben Vergleichsuntersuchungen im gleichen Zeitraum von insgesamt 12 Impalas aus Erosionsgebieten Nordkenias (Samburu-Distrikt), die zwangsweise mehr Blätter und Kräuter (bis zu 65%) aufnehmen, daß die Abnutzung stärker ist. Wir ziehen daher bis zum Alter von 2 Jahren 1 bis 2 Monate, bei erwachsenen Tieren 6 Monate von den für die Kekopey-Population von Grasäsern ermittelten Werten ab.

CHILD nahm für die rhodesische Unterart eine Gruppierung der männlichen Impala nach ihrer Hornform in Kälber (Klasse I), Jährlinge (Klasse II) und Erwachsene (Klasse III) vor. Es ist bemerkenswert, welche geringe Abweichungen in Hornlänge und -gestalt bei Tieren der gleichen Altersgruppe vorkamen, obwohl sie vier verschiedenen Haupt-Setzzeiten entstammten. Von Cerviden wie von Hornträgern ist bekannt, wie sehr die Entwicklung des Kopfschmucks von den Wetter- und Futterbedingungen der vergangenen Jahreszeiten abhängt, besonders in den ersten 15 bis 18 Lebensmonaten. Die für unsere Untersuchungen relevanten Regenzeiten der Jahre 1966 bis 1968 waren ungleich in Beginn, Dauer und Intensität. Erst die weitere Entwicklung des Impalagehörns, das nach etwa 26 Monaten keine verlässlichen Altersmerkmale mehr ergibt, scheint die an älteren Tieren feststellbaren, merklichen Unterschiede in Länge, Auslage usw. zu ergeben, wie wir sie auch bei dieser Population beobachteten. Ebenso wenig entspricht eine nicht selten mit geringer Hornausbildung kombinierte besondere Körpergröße bzw. Stärke der Muskulatur der dominierenden männlichen Impalas einem Alterskriterium. Die Halsmuskulatur und mit deren verstärkter Entwicklung auch die Kopfhaltung erlauben lediglich grobe Schätzungen zur Unterscheidung junger Böcke von 2 bis 3 oder 4 Jahren gegenüber alten. Bei Böcken unter 2 Jahren ist die Beurteilung der Hornform verlässlicher.

Unsere Ergebnisse werden als Richtlinien zur Altersbestimmung beim Impala angesehen, solange kein Material aus allen Lebensabschnitten bzw. Altersgruppen in ausreichender Zahl von Tieren dieser Art vorliegt, deren Geburtsdaten bekannt sind und die unter natürlichen Bedingungen besonders der freien Futterwahl gelebt haben.

### Danksagung

Wir sind Mr. und Mrs. ARTHUR COLE, den Eigentümern der Kekopey Ranch bei Gilgil für die Erlaubnis der Materialsammlung und ihre großzügige Gastfreundschaft zu großem Dank verpflichtet. Fräulein MARLIS GROSOMANN und den Herren J. LIKHANGA und A. WAWERU danken wir für technische Assistenz.

### Zusammenfassung

Material von 100 Impalas aus einer vorwiegend grasäsenden Population im Keniaabschnitt des Ostafrikanischen Grabens wurde in regelmäßigen Abständen während der Jahre 1967 und 1968 gesammelt und auf Altersmerkmale untersucht. Das fetale Alter wurde bestimmt, um Geburtsdaten bzw. Hauptsetzzeiten vorauszurechnen; Tiere im Entwicklungsalter bis zu etwa 2½ Jahren wurden der Zahnaltersbestimmung (Durchbruch und Wechsel der Zähne) unterzogen, bei erwachsenen Tieren wurde vor allem die Zahnabreibung untersucht.

Die Altersbestimmung bezieht sich auf die Hauptsetzzeiten, die sich auf das Eintreten der großen bzw. kleinen Regenzeit konzentrieren.

Alle Ergebnisse vermitteln Annäherungswerte mit einer Genauigkeit von  $\pm 2$  Monaten bis zur physischen Reife. Bei Tieren zwischen 3 und 8 Jahren werden die Angaben mit  $\pm 6$  Monaten, bei älteren Tieren mit  $\pm 1$  oder 2 Jahren gemacht.

Zusätzliche Daten beziehen sich auf Altersmerkmale an den Hörnern, am Schädel und an Röhrenknochen.

Alle Merkmale werden in zwei Tabellen zur ungefähren Altersbestimmung zusammengefaßt.

## Summary

*Results of the pre- and postnatal age determination in East African Impala  
(Aepyceros melampus Lichtenstein, 1812)*

Material from 100 impala from a mainly grazing population in the Kenya Rift Valley was collected in regular intervals during the years 1967 and 1968 and investigated to establish age criteria of fetuses in order to predict their birth dates and the main calving periods; of physically immature animals up to appr. 2½ years based on tooth eruption and replacement; of physically mature animals based on tooth attrition. Determinations are related to the main calving seasons, which occur with two peaks at the time of the long and short rains. All results are approximations which have an accuracy of plus or minus two months up to physical maturity at an age of about 2½ years. Age determination in animals from 3—8 years appears to yield reliable results with an accuracy of plus or minus six months, older animals plus or minus one or even two years.

Additional criteria relate to horn growth and shape, skull shape and ossification, growth and ossification of long bones.

All criteria are summarised on two tables which allow approximate age determination as a combination of signs.

## Literatur

- ARTHUR, G. H. (1964): in "Wright's Veterinary Obstetrics"; 3rd Edition Bailliere, Tindall and Cox, London.
- AZAVEDO, J. C. S. and AGNEW, A. D. Q. (1968): Rift Valley Impala, Food Preferences. E. Afr. Wildl. J. 6, 145—146.
- BUECHNER, H. K., MORRISON, A. J., and LEUTHOLD, W. (1966): Reproduction in Uganda kob with Special Reference to Behaviour. Symp. Zool. Soc. Lond. 15, 69.
- CHILD, G. (1964): Growth and Ageing Criteria of Impala, *Aepyceros melampus*. Occas. Papers Nat. Mus. Southern Rhodesia No. 276, 128—135.
- HABERMEHL, K. H. (1961): Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- HALTENORTH, TH. (1963): Klassifikation der Säugetiere, Artiodactyla I (18) 1—167 in: Kükenthals Handbuch der Zoologie, 8. Bd., 32. Lfg.
- HOFMANN, R. R. (1966): Field and Laboratory Methods for Research into the Anatomy of East African Game Animals. E. Afr. Wildl. J. 4, 115—138.
- (1970): The Stomach Structure of East African Game Ruminants in Relation to their Feeding Habits. (E. A. Monographs in Biology No. 1), East African Literature Bureau, Nairobi (im Druck).
- HUGGETT, A. S., and WIDDAS, W. F. (1951): The Relationship between Mammalian Foetal Weight and Conception Age. J. Physiol. 114, 306.
- KAYANJA, F. I. B. (1969): The Macroscopic and Microscopic Functional Anatomy of the Female Reproductive Organs of the Impala (*Aepyceros melampus*, Lichtenstein, 1812). Ph. D. Thesis, Nairobi Univ. East Africa.
- ROETTCHER, D., and HOFMANN, R. R. (1970): The Ageing of Impala, *Aepyceros melampus* (LICHTENSTEIN, 1812), from a Population in the Kenya Rift Valley. E. Afr. Wildl. J. 8, 37—42.
- SCHENKEL, R. (1966): On Sociology and Behaviour in Impala (*Aepyceros melampus suara* Matschie). Z. Säugetierkunde 31, 177—205.
- SPINAGE, C. A. (1967): Ageing the Uganda Defassa Waterbuck, *Kobus defassa ugandae* Neumann. E. Afr. Wildl. J. 5, 1—17.
- STEWART, D. R. M. (1970): Food Preferences of an Impala Herd (im Druck).
- TALBOT, L. M., and TALBOT, M. H. (1963): The Wildebeest in the Western Masailand, East Africa. Wildlife Monographs 12.
- VOGEL, H. (1959): Rehaltersbestimmung bei unterschiedlicher Backenzahnabnutzung. Z. Jagdwiss. 5, 4.
- WATSON, R. M. (1967): The Population Ecology of the Wildebeest in the Serengeti. Ph. D. Thesis, Cambridge University.

*Anschrift der Verfasser:* Dr. D. ROETTCHER, Department of Clinical Studies, P. O. Kabete, Kenya; Prof. Dr. R. R. HOFMANN and Dr. F. I. B. KAYANJA, Department of Veterinary Anatomy and Histology, P. O. Box 30197, Nairobi/Kenya

# Das Ortungsprinzip bei Fledermäusen

VON ANTON KOLB

Biologisches Institut Hochschule Bamberg

Eingang des Ms. 27. 5. 1970

## 1. Einleitung

Unter den Chiropteren besitzen insbesondere die Microchiropteren ein höchstentwickeltes Ortungssystem, das ihnen die Möglichkeit gibt, sich auch bei völliger Dunkelheit mit absoluter Sicherheit zu orientieren. Durch die Forschungen von GRIFFIN (1941, 1942) und GALAMBOS, sowie DIJKGRAAF (1946) haben wir erstmals erfahren, daß Fledermäuse Ultraschalllaute ausstoßen, deren Echo sie mit den Ohren aufnehmen und so in die Lage versetzt werden, im Fluge Hindernisse zu vermeiden und Nahrung zu orten. Durch weitere Untersuchungen der Ultraschallorientierung dieser Tiere konnten in bezug auf die Aussendung der Ultraschalllaute drei Typen festgestellt werden:

1. Der Vespertilioniden-Typ, der wirkungsvoll Ultraschalllaute nur durch das Maul ausstoßen kann. Er wurde von GRIFFIN und GALAMBOS in Amerika, und von DIJKGRAAF in Holland entdeckt und beschrieben.
2. Der Rhinolophiden-Typ, der funktionstüchtige Ultraschalllaute nur durch die Nase auszustößen vermag, wurde von MÖHRES (1953) erforscht. Ihm dient der hufeisenförmige Nasenaufsatz als Reflektor, womit die Impulse gerichtet werden.
3. Der Plecotus-Typ, der in der Lage ist, die Aussendung der Ultraschalllaute wahlweise durch das Maul oder durch die Nase zu vollziehen. Dieser wurde vom Verfasser (KOLB 1965) bei der Untersuchung der Schallemission beim Fressen während des Fluges entdeckt und bisher nur bei den beiden Arten *Plecotus auritus* und *Barbastella barbastella* festgestellt. Die beiden Arten sind zudem durch das gemeinsame morphologische Merkmal der verwachsenen Ohrmuscheln ausgezeichnet.

Ohne auf die verschiedenen gearteten Impulse zwischen Vespertilioniden und Rhinolophiden und deren unterschiedliche Reichweite einzugehen, kann ganz allgemein festgestellt werden, daß das Echo der ausgesandten Ultraschalllaute den Fledermäusen eine sehr genaue Ortung von nahegelegenen Objekten erlaubt, was durch eine Reihe verschiedenartiger Versuche nachgewiesen werden konnte. Die Frage jedoch, wie die Ortung der Objekte durch die Ortungsorgane vor sich geht, bzw. wer oder was hierbei die Hauptrolle spielt, konnte bisher nicht vollständig geklärt werden, weshalb mehrere Theorien zur Erklärung der bestehenden Beobachtungen und Verhaltensweisen dieser Tiere existieren.

Die *Distanztheorie* von HARTRIDGE (1945) besagt, daß die Fledermäuse die Entfernung der Objekte dadurch bestimmen, daß sie die Zeit messen, die zwischen der Aussendung des Ultraschalllautes und der Rückkehr desselben als Echo vergeht. Die Feststellung der Richtung aber, aus der das Echo kommt, geschieht mit Hilfe der Ohren, die die Zeitdifferenz registrieren, mit der das Echo an jedes der beiden Ohren gelangt.

Die *Intensitätstheorie*, die von MÖHRES (1953) für die Rhinolophiden vertreten wird, beruht auf der Beobachtung, daß die Ultraschall-Impulse dieser Tiergruppe sehr lang sind, keine Energiespitzen aufweisen, in langsamer Folge erzeugt werden und sich somit nicht gut zur Zeitdifferenzbestimmung eignen. Die Bestimmung der Rich-

zung des Echos erfolgt durch die Einstellung des Tieres auf maximale Intensität. Das Maß der Entfernung wird durch Drehung der Ohren gegeben, die notwendig ist, um den Widerhall maximal zu percipieren.

Die *Schwebungstheorie* wurde von PYE (1961) aufgestellt, und zwar auf Grund der Überlegung, daß ein Schwebungston entsteht, wenn die Erzeugung der Impulse so schnell hintereinander erfolgt, daß die Echos zurückkehren, bevor die Impulserzeugung beendet ist. Dadurch kommt es zu einer Überdeckung von Impuls und Echo, wodurch ein Schwebungston entsteht, den die Fledermäuse hören und zur Ortung verwenden. Bei den Impulsen mit wechselnder Frequenz charakterisiert die Frequenz der Schwebungen den Echoverzug, wodurch die Entfernung des Objektes festgelegt wird.

## 2. Fragestellung und Methodik

Auf Grund einer großen Zahl von Versuchen, die hauptsächlich zur Erforschung der Sinnesleistungen bei der Nahrungsaufnahme durchgeführt wurden, können die bisherigen Vorstellungen über den Vorgang der Ortung von Hindernissen und Nahrungstieren größtenteils nicht bestätigt werden. Diese Versuche geben Veranlassung, den Vorgang der Ortung erneut zu überprüfen und die bei den Versuchen aufgetretenen Beobachtungen zur Klärung dieses Vorganges heranzuziehen.

Eine große Schwierigkeit bei der Klärung des Ortungsvorganges bildet die Tatsache, daß das Echo nicht vom ausgesandten Ultraschallaut getrennt werden kann. Aus diesem Grunde scheint die so wichtige Frage, ob Fledermäuse zur Ortung auch den Zeitpunkt der Aussendung des Ultraschallautes oder nur den reflektierten Laut, also das Echo, heranziehen, schier unlösbar zu sein. Denn zur Entstehung eines Echos ist die Abgabe eines Lautes eine unerläßliche Voraussetzung. Verhindert man das eine, so unterbleibt das andere. Doch läßt sich ohne getrennte Beobachtung der beiden Komponenten, ausgesandter Laut und Echo, die gestellte Frage nicht beantworten. Gerade diese Schwierigkeit konnten jedoch die bereits genannten Versuche über die Sinnesleistungen dieser Tiere bei der Nahrungsaufnahme überbrücken, weil sich zeigte, daß Fledermäuse die Geräusche bzw. Laute, die von Beutetieren verursacht oder künstlich erzeugt werden, genau so sicher zu orten vermögen, wie die Echos ihrer Ultraschallautes. Daher sollten mit steigender Komplikation diejenigen Versuche kurz geschildert werden, die dieses Verhalten der Tiere zeigen und somit die Grundlage zur Beantwortung der gestellten Frage aufzuzeigen geeignet sind.

Als Versuchstier wurde vor allem *Myotis myotis* (Borkh.) herangezogen, weil diese Art auf einem nahegelegenen Kirchboden jederzeit greifbar war und sich außerdem als Versuchstier bestens eignet. Im geringen Umfang fand auch *Eptesicus serotinus* (Schreb.) Verwendung. Sie hat gegenüber *Myotis myotis* den Vor-



Abb. 1. Versuchsraum mit Futterfeld und Leinwand; diese dient zur Verhinderung eines direkten Anfluges



Abb. 2. Handraschel-Apparat mit Gabel. Mit ihm kann an jeder beliebigen Stelle im Raum ein Geräusch erzeugt werden

Außerdem fand bei den Versuchen ein Handraschel-Gerät Verwendung, das wir selbst herstellten. Dieses besteht (Abb. 2) aus einem etwa 45 cm langen Stiel mit einer darauf angebrachten, umrandeten, runden Plattform, die einen Durchmesser von etwa 7 cm hat. Am Stiel ist seitlich ein beweglicher Draht befestigt, der durch ein Loch in der Plattform auf deren Oberseite führt. Dort ist er umgebogen und erzeugt mit dem daran aufgespießten Laub ein Raschelgeräusch, wenn man ihn bewegt. Außerdem sind noch zwei gabelartig gebogene Drähte seitlich an der Plattform befestigt, die als Hindernis beim Anflug wirken sollen. Mit diesem Gerät war es möglich, an jeder beliebigen Stelle im Raum ein Geräusch zu erzeugen, das den Versuchstieren einen krabbelnden Käfer vortäuschte.

Zur Erzeugung von Tönen im Ultraschall-Bereich stand uns ein Ultraschall-Gerät (RC Summer, Rohde-Schwarz, Type SRV)<sup>1</sup> zur Verfügung, das eine stufenlose Steigerung der Schwingungen vom Hörbereich bis zu 200 kHz erlaubte. Über eine Morsetaste wurde dieses Gerät mit einem kleinen Lautsprecher verbunden, der sich leicht an verschiedenen Stellen im Moos des Futterfeldes verstecken ließ. Die Apparatur gestattete eine beliebige Variation der Ultraschalltöne.

Die Ultraschalllaute der Versuchstiere wurden mit einem Ultraschall-Mikrophon aufgenommen, das über einen Verstärker mit einem Philips-Oszillographen verbunden war. Von den dort sichtbar gemachten Ultraschalllauten wurden mehrere Oszillogramme mit einem Photoapparat aufgenommen.

Um die Echos der von den Versuchstieren ausgestoßenen Ultraschalllaute untersuchen zu

teil, daß sie verhältnismäßig langsam reagiert, wodurch die Einzelheiten des Verhaltens leichter zu verfolgen sind. Im übrigen stimmt ihr Verhalten, was die hier aufgeworfene Problematik betrifft, jedoch mit dem von *Myotis myotis* überein. Außerdem wurde zur Untersuchung der Ortung bei den Rhinolophiden die Große Hufeisennase, *Rhinolophus ferrum equinum* (Schreb.) herangezogen, während die kleine Hufeisennase, *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.) nur ausnahmsweise Verwendung fand.

Für alle Versuche, bei denen die Tiere frei flogen, diente ein Zimmer von der Größenordnung 5,20×3,50 m als Versuchsraum. Normale Deckenbeleuchtung oder Rotlicht konnte je nach Bedarf eingeschaltet werden. Als Ruheplatz standen den Tieren mehrere Möglichkeiten im Raum zur Verfügung.

Zu den Versuchen wurden verschiedene z. T. auch einfache Apparaturen verwendet. Eine bereits bei früheren Versuchen bewährte Apparatur, ein Tisch mit einer Waldbodenimitation aus Laub und Moos (Abb. 1), in die eine Zielflugvorrichtung eingebaut war, fand auch hier wieder Verwendung.

Um gegebenenfalls einen direkten Anflug auf das Futterfeld verhindern und prüfen zu können, ob auch auf indirektem Weg die Sicherheit des Anfluges unverändert bleibt, wurde ein Hindernis in Form einer mobilen Leinwand (Abb. 1) gesetzt. Diese Leinwand konnte an Schnüren, die durch Ösen von Ring-schrauben liefen, die in die Decke eingeschraubt waren, jederzeit hochgezogen und abgelassen werden. Auf diese Weise war eine schnelle Veränderung der Raumverhältnisse leicht möglich.

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. KEIDEL, Erlangen, danke ich für die Überlassung dieses Gerätes.



können, wurde auf einem Tisch eine Glasplatte (44 × 64 cm) bzw. ein ebenso großes Holz- oder Drahtgitter (Abb. 3) aufgestellt. Die Tiere wurden hier bei den Versuchen in der Hand gehalten, und zwar so, daß ihr Kopf auf das Hindernis gerichtet war und somit die ausgestoßenen Laute von diesem reflektiert wurden. Die Echos wurden mit dem Mikrophon aufgefangen und mit Hilfe des Oszillographen sichtbar gemacht. Mit dieser Apparatur war es möglich, die Reichweite der Echos und die Gestaltsveränderung der Oszillogramme der reflektierten gegenüber den ausgestoßenen Ultraschalllauten zu untersuchen. Auch bei diesen Versuchen wurden photographische Aufnahmen von Oszillogrammen gemacht.

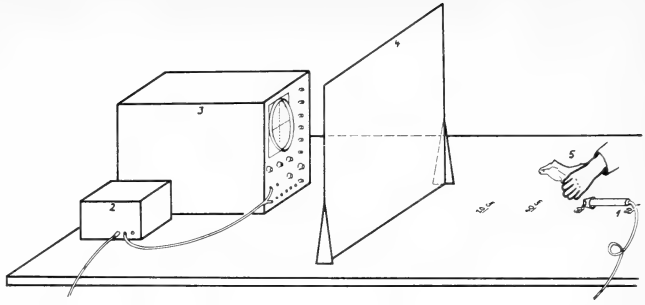


Abb. 3. Apparatur zur Messung der Reichweite des Echos — 1 = Ultraschallmikrophon mit 2 Muscheln, 2 = Verstärker, 3 = Philipsoszillograph, 4 = Reflektor, 5 = Versuchstier (in der Hand gehalten)

### 3. Versuche zum Problem der Ortung

Bei den hier angeführten Versuchen flogen die Tiere frei im Versuchsraum. Sie kamen spontan am Spätnachmittag oder am Abend zur Nahrungssuche. Die Versuche wurden meist bei Rot- oder Dämmerlicht durchgeführt.

Bei den ersten Versuchen wurden verschiedene Käfer (Carabiden, Silphiden, Coprophagenen) in das Versuchsfeld gesetzt. Kaum hatten diese etwas zu krabbeln begonnen, als auch schon die Versuchstiere (*Myotis myotis* bzw. *Eptesicus serotinus*) anflogen, sich genau bei den einzelnen Käfern niederließen, sie ergriffen und entweder an Ort und Stelle verzehrten oder mit ihnen abflogen. Die Tiere flogen so lange mit absoluter Sicherheit an, bis auch der letzte Käfer verzehrt war.

Auch künstlich mit einem Stöckchen durch Rascheln im Laub hervorgerufene Geräusche wurden zielsicher angefliegen; die Tiere landeten genau mit der Schnauze an der Spitze des Stöckchens. Streifte man mit dem Stöckchen durch das Laub des Versuchsfeldes, so wurde das Ende dieses Streifzuges angefliegen. Dies ist ein Beweis dafür, daß es einzig und allein das Geräusch ist, das von den Tieren geortet wird und zugleich, daß sie der wandernden Geräuschquelle folgen können.

Während bei den geschilderten Versuchen die Geräuschquelle eine längere Zeitspanne hindurch tätig war, wurde bei den folgenden Versuchen ein einmaliges, möglichst kurzes Geräusch mit einem Stöckchen bzw. mit der Zielflugvorrichtung erzeugt. Doch auch die kurze, mitunter nur Bruchteile von Sekunden tätige Geräuschquelle wurde von den Versuchstieren genauestens geortet und zielsicher angefliegen. Dabei lag bisweilen ein erheblich großer Zeitraum zwischen dem Ende des Geräusches und dem Zeitpunkt des Anfluges. Bei zahlreichen Versuchen wurde mit Hilfe einer Stoppuhr eine Zeitspanne von 1–13 sek., am häufigsten 5–11 sek., gemessen, die zwischen dem Zeitpunkt des Rascheln und dem des Anfluges lag.

Weitere Versuche zeigten, daß *Myotis myotis* eine Raschelstelle auch dann eindeutig zu orten vermag, wenn sich zwischen ihrem Ruheplatz und der Raschelstelle ein Hindernis befindet. So wurde eine Leinwand zwischen dem Ruheplatz und dem Futterfeld aufgezogen (Abb. 1) und trotzdem waren die Tiere in der Lage, jede Raschelstelle genauestens zu orten. Sie flogen seitlich um die Leinwand herum und landeten zielsicher an der Stelle des Rascheln. Auch eine Bretterwand in Form einer Tür (2,00 ×

1,05 m), die an Stelle der Leinwand zwischen dem Ruheplatz und dem Futterfeld aufgestellt wurde, änderte nichts an der Sicherheit des Anfluges der Versuchstiere.

Während bei den bisher geschilderten Versuchen die Tiere an ihrem Ruheplatz hingen, also selbst festsaßen zum Zeitpunkt des Ortens eines Geräusches, wurde bei weiteren Experimenten untersucht, ob die Tiere auch Geräusche zu orten vermögen, die während ihres Fluges auftreten, also zu einem Zeitpunkt an dem sie selbst eine Ortsveränderung vornehmen. Als ein Tier seine Kreise im Zimmer zog, wurde kurz im Futterfeld geraschelt. Sofort stieß es herunter und ließ sich an der Raschelstelle nieder wo ein toter Käfer deponiert war. Doch nicht jedesmal flogen die Tiere sofort an. Mitunter drehten sie auch einige Runden, um dann zielsicher zu landen. Noch höhere Anforderungen an das Ortungsvermögen wurden dadurch gestellt, daß der Zeitpunkt des Rascheln so gewählt wurde, daß das Versuchstier das Futterfeld bereits überflogen hatte, also die Geräusche nur von hinten an die Ohren des Tieres gelangen konnten. Trotzdem war die Ortung äußerst genau. Das Tier drehte sofort um und landete zielsicher an der Raschelstelle. Bei einem der weiteren Versuche drehte ein Tier sogar noch drei Runden nach dem vorher geschilderten Rascheln, wozu es 13 sek. benötigte und landete anschließend zielsicher.

Bei den Versuchen mit dem Handraschelapparat wurde nur ganz kurz geraschelt und dabei der Ort des Rascheln laufend gewechselt. Die Versuchstiere flogen jede Stelle, ob hoch oder tief, ob auf der einen oder auf der anderen Seite des Raumes gelegen, mit absoluter Sicherheit an, ließen sich auf der Plattform des Raschelapparates nieder, ergriffen den jeweils dort deponierten toten Käfer und flogen wieder ab.

Um untersuchen zu können, ob *Myotis myotis* auch in der Lage ist, nicht nur Laute des menschlichen Hörbereiches zu orten, sondern auch Töne des Ultraschallbereiches, wurde ein Ultraschallmikrofon unter Moos im Versuchsfeld versteckt, und zugleich an der Stelle ein toter Käfer deponiert. Bei den Versuchen wurden mehrere Morsezeichen anfangs im Hörbereich, dann von 30 kHz gegeben und im Verlauf der Versuche bis auf 200 kHz gesteigert. Dabei zeigte es sich, daß die Versuchstiere ohne Schwierigkeit den Ultraschalllautsprecher zu orten vermochten. Sie flogen an und ergriffen den am Mikrofon deponierten toten Mistkäfer. Doch muß einschränkend erwähnt werden, daß die Versuchstiere im unteren bis mittleren Ultraschall-Bereich, etwa zwischen 30 bis 100 kHz bedeutend eifriger anfliegen als in den Bereichen zwischen 100 bis 200 kHz. Die Töne gegen 200 kHz wurden, wie an den Reaktionen der Tiere zu erkennen war, zwar sofort perzipiert, doch erfolgte nur selten ein Anflug. Dies hängt

wohl damit zusammen, daß derartig hohe Frequenzen biologisch inhaltlos sind, da Beutetiere wohl kaum so hohe Lauf- oder Eigen Geräusche produzieren.

Schließlich wurde noch mit Insekten, die Fluggeräusche erzeugen, wie Maikäfer und Totengräber, experimentiert und als Versuchstiere auch noch *Rhinolophus ferrum equinum* herangezogen. Es konnte festgestellt werden, daß die von Insekten erzeugten Flug-Geräusche, die von verschiedenen Käfern z. T. schon unmittelbar vor dem Auf-fliegen abgegeben werden, sofort geortet und von *Rhinolophus* unmittelbar nach dem Auffliegen er-

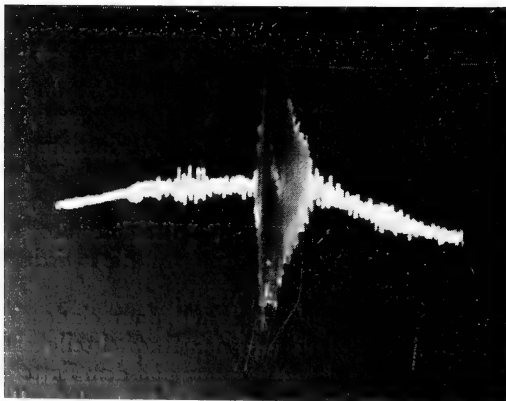


Abb. 4. Oszillogramm des Echos von *Myotis myotis* in 40 cm Entfernung vom Reflektor (Glasplatte)

griffen wurden, während *Myotis myotis* und *Eptesicus serotinus* mit dem Fangen des Insektes etwas später begannen. Doch konnten hierbei keine Ultraschalllaute der Versuchstiere konstatiert werden, was ein Hinweis dafür sein dürfte, daß die Fledermäuse lediglich durch die von den Beutetieren erzeugten Laute gelenkt werden.

Abschließende Versuche wurden mit der bereits geschilderten Echo-Apparatur (Abb. 3) durchgeführt, um die Reichweite des Echos zu untersuchen. Dabei waren Mikrophon und Tier in etwa gleicher Entfernung vom Reflektor. Da beides in der Hand gehalten wurde, konnte der Abstand zwischen dem Reflektor und dem Versuchstier sowie dem Mikrophon laufend geändert werden. Das Mikrophon wurde jedoch immer etwas hinter den Kopf gehalten, um die Aufnahme direkter Laute zu verhindern. Die Intensität des von der Glasplatte reflektierten Ultraschall-Echos von *Myotis myotis* nahm mit der Vergrößerung des Abstandes immer mehr ab (Abb. 4), doch waren die Laute in einer Entfernung von 75 cm vom Reflektor noch gut erkennbar. Die Amplituden des Oszillogramms wiesen nur etwa ein Zehntel der Höhe einer direkten Aufnahme auf. Wurde eine Sperrholzplatte als Reflektor eingesetzt, so war das Echo noch in einer Entfernung von 60 cm registrierbar und bei der Verwendung eines Drahtgitters (Einzelstab  $\phi$  2 mm) oder eines Tuches als Reflektor war der Nachweis des Echos nur in einer Entfernung von etwa 50 cm möglich.

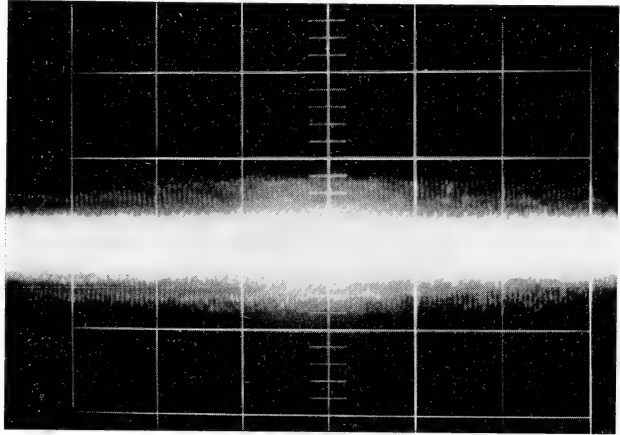


Abb. 5. Oszillogramm des Echos von *Rhinolophus ferrum equinum* in 40 cm Abstand vom Reflektor (Glasplatte)

Öfter wurde das Mikrophon auch unmittelbar über den Kopf des Versuchstieres gehalten, doch konnte ein Schwebeton, der nach PYE durch das Zusammentreffen von Impuls und Echo auftreten sollte, nicht festgestellt werden. Doch sagt dies nicht unbedingt etwas über seine Existenz aus, da ein Schwebeton mit seiner niedrigen Frequenz und geringen Intensität von der Apparatur wahrscheinlich nicht registriert worden wäre.

Dieselben Untersuchungen wurden auch mit *Rhinolophus ferrum equinum* durchgeführt, wobei sich zeigte, daß die registrierbare Reichweite des Echos bedeutend größer ist als die von *Myotis myotis*. Noch in einer Entfernung von etwa 2,20 m mit einer Glasplatte als Reflektor ließ sich das Echo deutlich erkennen. Das Oszillogramm desselben ist, wie das des direkt aufgenommenen Impulses, durch konstante Frequenz und gleichbleibende Intensität (Abb. 5) gekennzeichnet. Auch der Streukegel des Echos wurde gemessen und festgestellt, daß bei einem Abstand von 60 cm vom Reflektor (Glasplatte) noch etwa 70 cm seitlich vom schallenden Tier das Echo registrierbar war.

#### 4. Ergebnis der Versuche

Überblicken wir die geschilderten Versuche, so können wir feststellen, daß die zu Anfang angeführten Experimente mit aller Deutlichkeit zeigen, daß die Versuchstiere

in der Lage waren, alle Lauf- und Fluggeräusche von Beutetieren bzw. alle künstlich hervorgerufenen Geräusche oder Töne mit absoluter Sicherheit, und zwar auf den Quadratzentimeter genau, zu orten. Außerdem zeigte es sich, daß der Weg einer sich bewegendes Geräuschquelle genau verfolgt und das Ende desselben zielsicher angefliegen werden kann. Diese Fähigkeit kommt noch stärker zum Ausdruck bei den Versuchen mit dem Handraschelapparat. Dabei konnte die Raschelquelle schnell nach allen Richtungen im Raum versetzt werden, und trotzdem tat dies der Sicherheit der Ortung keinen Abbruch. Daß die Mausohren beim Anflug an diesen Apparat nicht schallten, konnte dadurch nachgewiesen werden, daß an die Apparatur mitunter in Gabelform zwei Drähte mit einem Durchmesser von 1,2 mm angebracht wurden, gegen die dann die Tiere beim Anflug stießen. Auch die Tatsache, daß eine Geräuschquelle manchmal nicht sofort, sondern erst 1 bis 13 Sekunden nach Einstellung der Lauterzeugung angefliegen wurde, ist sehr bedeutsam, weil in der Zwischenzeit kein Geräusch oder irgend etwas anderes die Stelle kennzeichnete, noch für die Versuchstiere die Möglichkeit bestand, durch ausgesandte Ultraschalllaute etwa eine erneute Ortung durchzuführen. Es muß also den Versuchstieren die einmal geortete Stelle genauestens im Gedächtnis verhaftet geblieben sein, da ihnen die Möglichkeit fehlte, sich auf andere Weise an diese „heranzutasten“. Dies gilt insbesondere für die Experimente, bei denen eine Leinwand oder eine Bretterwand wahrscheinlich die direkte Ortung, sicher jedoch den direkten Anflug verhinderte und nur das Gedächtnis den anfliegenden Tieren den Weg zur Raschelstelle weisen konnte. Hier kommt vielleicht die Ortung, höchstwahrscheinlich jedoch der Anflug an die Raschelstelle nach der Art eines Billard-Spieles zustande. Dort wird eine Kugel, die auf direktem Wege nicht zu erreichen ist, ebenfalls auf indirektem erreicht durch das Stoßen einer weiteren Kugel an den Rahmen des Spieltisches. Auch die Ortung einer Geräuschquelle könnte auf indirektem Wege dadurch zustande kommen, daß die Schallwellen von den Zimmerwänden reflektiert an die Ohren des Tieres gelangen.

Bedeutend komplizierter jedoch wird es bei der Betrachtung derjenigen Versuche, bei denen die Tiere flogen, also sich selbst in permanenter Ortsveränderung befanden, und dabei eine Ortung vornahmen. Flogen sie hierbei in die Richtung der Raschelstelle, so konnten sie diese direkt anfliegen. Doch taten sie das nicht immer, sondern drehten mitunter erst eine oder mehrere Runden.

Als das Schwierigste und damit die höchste Leistung des Ortungssystems darf es wohl betrachtet werden, wenn der Zeitpunkt des Raschelns so gewählt wurde, daß die Tiere den Bereich des Raschelns, also das Futterfeld, bereits überflogen hatten und somit die Schallwellen nur von hinten an die Ohren gelangen konnten. Denn hierbei war es den Tieren völlig unmöglich, etwa den Kopf in die Richtung zur Geräuschquelle zu bringen oder einen direkten Anflug durchzuführen. Sie mußten auf jeden Fall umkehren, also mindestens eine halbe Runde drehen, um die Geräuschquelle anfliegen zu können. Wenn sie mitunter auch bei diesen Versuchen mehrere Runden drehten und dennoch sicher landeten, so ist dies der deutlichste Beweis dafür, daß *Myotis myotis* auch den Ausgangspunkt der von hinten an sie herantretenden Schallwellen genauestens zu orten und im Gedächtnis zu halten vermag. Mit welcher großer Sicherheit eine solche Ortung vor sich geht, möge die Tatsache aufzeigen, daß bei all den geschilderten Experimenten nicht eine einzige Fehlleistung eines Tieres zu verzeichnen war. Hatten die Tiere sich soweit eingewöhnt, daß sie auf Geräusche anfliegen, so landeten sie mit absoluter Sicherheit.

Die Versuche mit Insekten, die beim Fliegen Geräusche erzeugen, zeigen noch prägnanter als dies beim Streifzug mit einem Stock durch das Laub des Futterfeldes zum Ausdruck kommt, daß die Versuchstiere, und hier auch *Rhinolophus ferrum equinum*, die sich bewegendes Geräuschquelle auch im Raum verfolgen und genau zu orten vermögen. Hierbei stoßen die Fledermäuse selbst nur selten Ultraschalllaute aus,

was zugleich einen Hinweis auf die Funktion des ausgesandten Ultraschalllautes gibt. Da bei allen mir bekannten Untersuchungen nur immer der direkte Ultraschalllaut registriert wurde, nahmen wir auch das Echo auf. Denn es ist nicht von der Reichweite des ausgesandten Ultraschalllautes abhängig, auf welche Entfernung ein Gegenstand geortet werden kann, sondern von der Reichweite des Echos. Diese aber ist nicht nur von der Intensität des Ultraschall-Lautes, sondern auch von der Beschaffenheit des als Reflektor fungierenden Objektes abhängig. Die Versuche haben eindeutig gezeigt, daß bei *Myotis myotis* die registrierbare Reichweite des Echos etwa 75 cm beträgt, wenn man eine Glasplatte als Reflektor (Abb. 4) benutzt, daß jedoch die Reichweite des Echos wesentlich abnimmt, wenn als Reflektor etwa ein Tuch verwandt wird. Das läßt deutlich erkennen, daß es von der Beschaffenheit des Reflektors abhängig ist, wie weit ein Echo reicht und damit, auf welche Entfernung es geortet werden kann. In diesem Zusammenhang kommt z. B. der Behaarung der Nachtschmetterlinge eine wichtige Rolle zu, da diese schallschluckend wirkt und damit für die Fledermäuse ortungser schwerend. Auf die Überlebenschance der Schmetterlinge wirkt sich diese positiv aus, da diese nicht nur den Ultraschall der Fledermäuse hören (SCHALLER u. TIMM, 1949) und sich durch Flucht der Ortung entziehen können, sondern zugleich schlechte Reflektoren darstellen, die nur auf kurze Entfernung geortet werden können.

Doch sagen auch die angegebenen Meßwerte der Echos, die mit unserer Apparatur aufgenommen werden konnten, nichts Endgültiges darüber aus, wie weit die Fledermäuse ihre Ultraschall-Echos zu perzipieren vermögen. Denn die Sensibilität der Fledermäuse stimmt nicht mit der Empfindlichkeit unserer Apparatur überein, wie Vergleiche mit der Entfernung der Ortung von künstlichen Geräuschen zeigen. Im dünnen Laub erzeugte Raschelgeräusche wiesen in einer Entfernung von 40 cm von der Raschelstelle etwa dieselbe Amplitudenhöhe auf, wie die Echos von *Myotis myotis* bei gleicher Entfernung vom Reflektor (Abb. 5, 6). Die Grenze der registrierbaren Entfernung dieser Raschelgeräusche beträgt etwa 75 cm bei gleicher Einstellung des Oszillographen (1 V/cm,  $2,5 \times 2$  msek/cm). Sie stimmt also mit den Meßwerten des Echos der Ultraschalllaute in etwa überein. Das Mausohr vermag jedoch die Quelle dieser Geräusche auf eine Entfernung von etwa 4,5 m bestens zu orten. Auch für den Menschen sind diese Geräusche bei der gleichen Entfernung noch wahrnehmbar. Dies zeigt, daß die Sensibilität der Tiere etwa 6mal so groß ist wie die der Apparatur. Wahrscheinlich dürfte dies auch die maximale Entfernung sein, bei der *Myotis myotis*

noch eine Ortung durchführen kann. Da die Intensität des Echos und die des Raschelgeräusches etwa gleich groß ist, hat also *Myotis myotis* die Möglichkeit, einen Gegenstand bis zu einer Entfernung von 4,5 m zu orten, gleichgültig, ob er sich als Reflektor von Ultraschalllauten oder durch die Produktion eigener Laute bemerkbar macht. Wenn man bisher *Myotis myotis* nur eine Wahrnehmung eines Gegenstandes auf eine Entfernung von 75–80 cm zu-

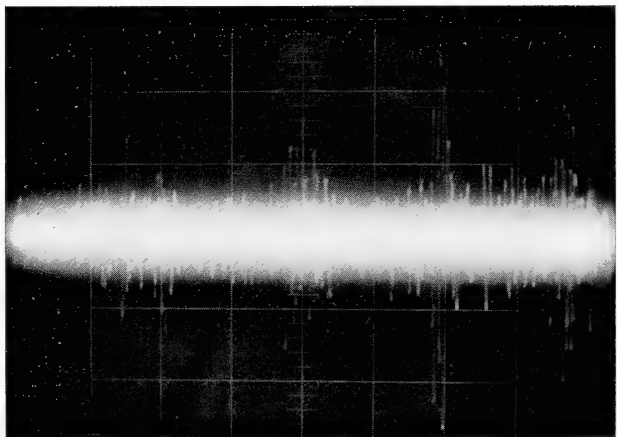


Abb. 6. Oszillogramm eines Raschellautes in 40 cm Entfernung von der Raschelstelle

schrrieb, so beruht dies wohl darauf, daß nicht die geeigneten Untersuchungsmethoden zur Anwendung kamen.

Bei *Rhinolophus ferrum equinum* ist die registrierbare Reichweite des Echos bedeutend größer als bei *Myotis myotis* und beträgt beinahe das 3fache, etwas über 2 m. Leider lassen sich die Versuchsmethoden, die bei *Myotis myotis* Verwendung finden, hier nicht anwenden, da diese Art sich beim Nahrungserwerb absolut nicht auf den Boden niederläßt, ja sogar eher verhungert, als daß sie vom Boden Nahrung aufnimmt, ohne wenigstens mit einem Bein an einem senkrecht stehenden Gegenstand zu hängen. Somit haben Raschelgeräusche für diese Art nicht den gleichen biologischen Inhalt; sie fliegt ein derartiges Geräusch auch nicht an, selbst wenn sie darauf reagiert. Doch konnte durch Versuche mit Insekten festgestellt werden, daß auch diese Art von weit größerer Entfernung als die registrierbare Reichweite des Echos solche Geräusche zu orten vermag.

Aus der Reichweite des Ultraschallechos und den angestellten Versuchen darf geschlossen werden, daß die Ortung auf eine bedeutend größere Entfernung möglich ist, als bei *Myotis myotis*. Legt man die dort errechnete Verhältniszahl (6) der registrierbaren Reichweite des Ultraschallechos und der tatsächlichen Entfernung, bei der noch eine präzise Ortung durchgeführt werden kann, auch dieser Berechnung zugrunde, so würde dies  $6 \times 2 \text{ m} = 12 \text{ m}$  ergeben, aus der *Rhinolophus ferrum equinum* noch zu orten vermag. Dies übertrifft die von MÖHRES (1953) angegebenen Maße, doch läßt er selbst offen, daß die Wahrnehmungsgrenze noch höher liegen könnte. Auf Kirchböden kann man die Beobachtung machen, daß Rhinolophiden auf Geräusche aus mehr als 10 m Entfernung mit Ortungsbewegungen reagieren.

Die *Vespertilioniden* stehen also den *Rhinolophiden* in der Reichweite ihrer Ultraschallortung erheblich nach, in der Präzision der Ortung jedoch nicht.

## Diskussion

### 5. Der Vorgang der Ortung

Alle Kenntnisse, die wir über die Ultraschallortung besitzen, zeigen übereinstimmend, gleichgültig, ob es sich um insekten- oder fischfressende (SUTHERS 1967) Fledermäuse handelt, daß nur dann ein Hindernis oder ein Beutetier geortet werden kann, wenn die ausgesandten Ultraschalllaute von dem betreffenden Objekt reflektiert werden. Die angeführten Versuche lassen zudem erkennen, daß Objekte auch auf Grund von Eigenlauten, seien es Flug- bzw. Laufgeräusche oder auch künstlich erzeugte Laute, genau so sicher geortet werden können. Daß die Ortung von Eigenlauten nicht nur im Hör-, sondern auch im Ultraschallbereich erfolgen kann, haben uns die Versuche ebenfalls gezeigt. Somit ist der, von einem Objekt (Lebewesen oder Apparatur) selbst hervorgebrachte Laut dem reflektierten Laut, also dem Echo des Ultraschalllautes, funktionsmäßig gleichzusetzen. Gegenüber dem normalen Ortungsvorgang dieser Tiere — Aussendung des Ultraschalllautes, Reflektion desselben durch ein Hindernis oder fliegendes Objekt, Wahrnehmung mit den Ohren — entfällt also hier der erste Vorgang, die Aussendung des Ultraschalllautes. Das Objekt, an dem sich bei einem vollständigen Vorgang die Echobildung vollzieht, übernimmt hier selbst die Erzeugung des Lautes. Wenn ein solches Objekt trotzdem genauestens geortet wird, so ist dies ein Beweis dafür, daß es für die Ortung völlig belanglos ist, wie die Erzeugung der von einem Objekt ausgehenden Laute zustande kommt, ob durch Eigenproduktion oder durch Echobildung. Zugleich kommt damit klar zum Ausdruck, daß die Funktion des ausgestoßenen Ultraschalllautes lediglich darin besteht, „stumme“ Objekte durch die Bildung des Echos zum Schallen zu bringen, was auch MÖHRES (1953) für die *Rhinolophiden* annimmt. Die

V Versuchsergebnisse erlauben daher, auch zu den bestehenden Theorien des Ortungsvorgangs Stellung zu nehmen.

Wenn wir uns klar vor Augen halten, daß ein Objekt mit derselben Genauigkeit geortet wird, gleichgültig, ob es aktiv, durch Eigenlaute, oder passiv, durch Echobildung, Laute erzeugt, so kann der Zeitpunkt des Aussendens des Ultraschalllautes durch eine Fledermaus keinen Einfluß auf die Ortung haben, da dieser Zeitpunkt für alle Eigenlaute produzierende Objekte nicht existiert. Somit kann die *Distanztheorie*, die diesen Zeitpunkt zur Feststellung der Entfernung eines Objektes verwendet, nicht richtig sein. Zur Feststellung der Entfernung eines Objektes dienen allen untersuchten Vespertilioniden nur die von einem Objekt ausgehenden Laute, gleichgültig, ob es sich um Echos oder Eigenlaute handelt, oder ob diese Laute im Hör- oder Ultraschallbereich liegen. Höchstunwahrscheinlich ist es jedoch, daß zweierlei Systeme zur Ortung existieren, eines für Ultraschall-Echos und ein zweites für Fremdlaute, da hierfür keinerlei Anhaltspunkte vorhanden sind.

Die Versuchsergebnisse lassen jedoch auch die *Schwebetheorie* als nicht zutreffend erscheinen. Bei allen Objekten, die auf Grund ihrer Eigenlaute geortet werden, ist die Bildung eines Schwebetons völlig unmöglich. Hierzu fehlen die zwei sich treffenden Laute, da ja nur einer, und zwar der vom Objekt erzeugte, existiert. Sollte man jedoch annehmen wollen, daß eine Fledermaus bei der Wahrnehmung eines Fremdlautes sofort Eigenlaute, ggf. frequenz-ähnliche, ausstoßen und so einen Schwebeton zwischen dem Fremd- und Eigenlaut erzeugen würde, so zeigen gerade jene Versuche, die eine Ortung der von hinten an fliegende Tiere dringenden Laute beschreiben, daß diese Überlegungen unreal sind. Denn selbst mit von der Schallquelle abgewandtem Kopf bei gleichzeitiger Ortsveränderung (Flug), vermag z. B. *Myotis myotis* eine ganz genaue Ortung durchzuführen. Außerdem weisen GRIFFIN u. a. darauf hin, daß manche Fledermausarten bei der Annäherung an ein Hindernis die Zahl ihrer Impulse erhöhen, ihre Länge jedoch verringern, was darauf hindeutet, daß die Tiere bestrebt sind, eine Überlappung zu vermeiden. Auch SUTHERS (1967) berichtet von der fischfressenden Fledermaus, *Noctilio leporinus*, daß die Impulslängen von dieser Art laufend verkürzt werden, wenn sie sich einem 1 cm großem Stück Fischfleisch nähert. Selbst wenn es zu partiellen Überlappungen kommt, wie dies u. a. SUTHERS für die genannte Art und *Pizonyx vivesi* bei der Vermeidung von Drahthindernissen annimmt, und sich damit ein Unterschied in der Ortung von Hindernissen und der von Nahrung ergibt, muß in diesem Zusammenhang die von SUTHERS aufgeworfene Frage, „ob die Impuls-Echo-Überdeckung wirklich von der Fledermaus benutzt wird oder nicht“, wenigstens auf größere Entfernung negativ beantwortet werden. Denn die als Echo zurückkehrenden Impulse werden wohl niemals vollständig überdeckt, so daß immer wenigstens ein Teil derselben unverändert an die Ohren der Fledermaus dringt. Absolut unzutreffend ist es jedoch, daß Einzelechos, wie PYE (1961) annimmt, keine genaue Information übermitteln. Die durchgeführten Versuche zeigen, daß selbst ganz kurze, künstlich erzeugte Laute von *Myotis myotis* genauestens geortet werden. Sollte also ein gelegentlich auftretender Schwebeton von einer Fledermaus zur Ortung herangezogen werden, so kann er höchstens auf ganz kurze Distanz eine Rolle spielen.

Mit der *Intensitätstheorie* stimmen die eigenen Ergebnisse in der Ansicht überein, daß nur das Echo zur Ortung herangezogen wird. Die Einstellung auf maximale Intensität des Echos trifft jedoch für die Vespertilioniden nicht zu. Bei den *Rhinolophiden*, auf die MÖHRES mit Recht die *Intensitätstheorie* beschränkt, lassen sich alle Phasen der Bewegung des Kopfes und der Ohren genau verfolgen. Ein hängendes Tier dieses Typs bewegt auf ein Geräusch hin den Kopf lebhaft im Kreise, hebt und senkt ihn im dorsalen und ventralen Bereich, während es im lateralen Bereich seitliche Kopfbewegungen (Abb. 7) durchführt. Ohrenbewegungen erfolgen zusätzlich und unabhängig sowohl voneinander wie auch von den Kopfbewegungen (MÖHRES 1953); sie tendieren jedoch

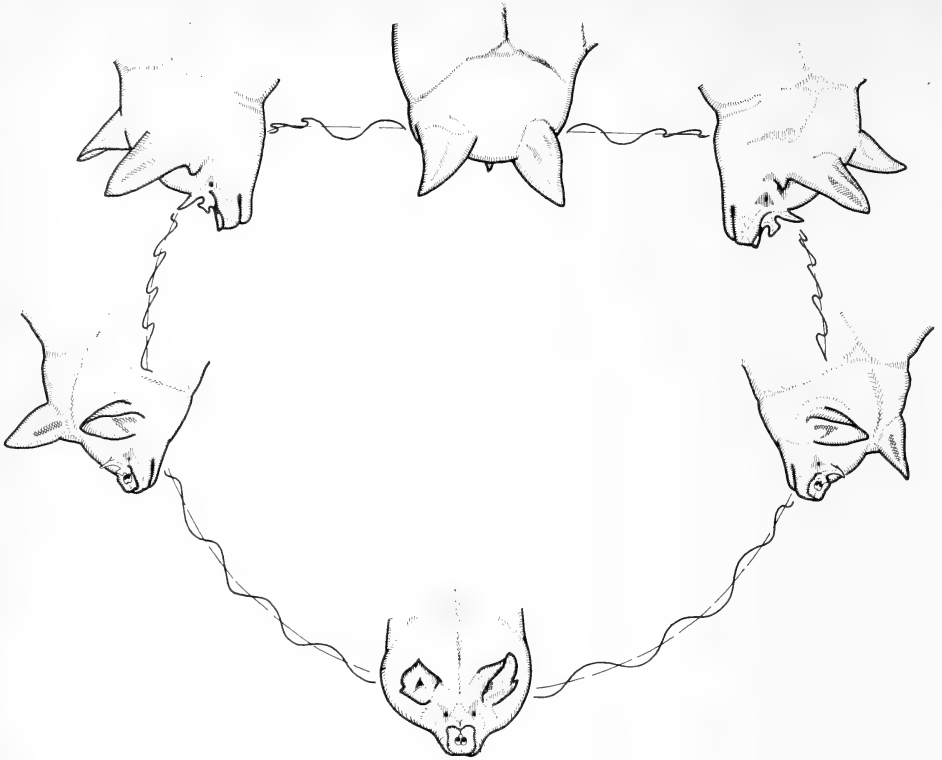


Abb. 7. Schema der Kopf- und Ohrbewegungen von *Rhinolophus ferrum equinum*

zur Synchronisation mit der Aussendung der Ultraschalllaute (GRIFFIN 1962). Wird die Bewegung der Ohren ausgeschaltet (MÖHRES 1960), so verliert ein solches Tier anfangs die Flugsicherheit, lernt jedoch allmählich diesen Verlust durch stärkeres Bewegen des Kopfes zu kompensieren und gewinnt so ihr Orientierungsvermögen teilweise zurück. Bei den *Vespertilioniden* läßt sich hierbei höchstens ein Zucken beobachten. In diesem so unterschiedlichen Verhalten spiegeln sich die völlig anders gearteten Vorgänge der Ortung wider, weshalb die *Intensitätstheorie* auf die *Vespertilioniden* nicht anwendbar ist.

Es muß jedoch betont werden, daß sich die drei genannten Theorien nur mit der Erklärung der Ortungsvorgänge von Ultraschalllaute reflektierenden Objekten befassen, nicht aber mit der Ortung einer Schallquelle im dreidimensionalen Raum. Da die Ultraschallechos nur aus einem engbegrenzten Bereich von vorne an die Tiere dringen können, ist dieser Ortungsvorgang verhältnismäßig einfach. Die *Vespertilioniden* vermögen jedoch jede Schallquelle im Raum zu orten, weshalb man dieser Fähigkeit Rechnung tragen und ihnen die Erfassung aller hierzu nötigen Meßwerte zugestehen muß.

Zur Fixierung eines Objektes im Raum bedarf es einer dreidimensionalen Ortung. Neben der Bestimmung von Richtung und Entfernung in der Horizontalen, wozu auch die Bestimmung von vorne und hinten gehört, bedarf es auch der Erfassung des Winkels in der Vertikalen, also der Bestimmung von oben und unten.

Beim Menschen beruht nach KLENSCH (1949) die Feststellung der Richtung einer Schallquelle in der Horizontalen auf einem Binauraleffekt, der dadurch zustande kommt, daß die zeitliche Differenz, mit der ein Schall bei einer seitlich liegenden Schallquelle das zugewandte Ohr früher



erreicht als das abgewandte. Bei der Zeitdifferenz 0 liegt somit die Schallquelle in der Mitte. Die geringste noch verwertbare Schallrichtungsänderung beträgt etwa 3 Grad.

Die Erfassung der Entfernung einer Schallquelle beruht auf der Schallqualität, die je nach Entfernung variiert. Auch die Annäherung und Entfernung einer Schallquelle vom Ohr, allerdings nur bei geringer Distanz, und damit die Zu- und Abnahme der Schallintensität, vermittelt einen Rückschluß auf die Entfernung.

Eine einwandfreie Vorn-Hinten-Unterscheidung kommt nur zustande, wenn beim Auftreten eines Schalles zugleich eine Kopfdrehung in der Horizontalen erfolgt. Die Schallquelle liegt dann vorne, wenn sich bei der Rechtsdrehung des Kopfes die Schallquelle nach links verschiebt und dann hinten, wenn hierbei die Schallquelle nach rechts wandert. Zu dieser Feststellung reicht jedoch eine einmalige reflektorische Kopfdrehung auf einen unerwarteten Schallreiz völlig aus. Die Kopfdrehung kann auch durch eine Körperdrehung ersetzt werden.

Die Fixierung einer Schallquelle in der Vertikalen erfolgt ähnlich wie die Vorne-Hinten-Unterscheidung, indem wir den Kopf mit der Wirbelsäule nach vorne oder hinten neigen und eine Drehung um die Wirbelsäule ausführen. Hierbei wird das eine Ohr nach unten, das andere nach oben bewegt, wodurch das Vorne und Hinten in ein Oben und Unten gewandelt wird.

Auf Grund der Übereinstimmung mancher Verhaltensweisen zwischen Menschen und *Vespertilioniden* bei der Ortung und den Untersuchungsergebnissen erscheint es nicht unangebracht, die Ortungsvorgänge bei diesen Tieren analog zu den entsprechenden Vorgängen beim Menschen zu deuten.

Die Richtung einer Schallquelle bzw. eines echoerzeugenden Objektes dürften auch die *Vespertilioniden* mit Hilfe der Zeitdifferenz feststellen, mit der ein Schall das näherliegende Ohr früher erreicht als das entferntere. Dabei mag auch die Intensitätsdifferenz eine Rolle spielen, die jedoch nach KEIDEL (1970) nur dadurch vom Organismus verwertet werden kann, daß er sie in eine Zeitdifferenz umwandelt. Die Ausrichtung der Tiere auf maximale Intensität, wie sie MÖHRES (1953) für die Ortungsvorgänge der *Rhinolophiden* annimmt, ist nicht notwendig. Dies wäre auch unmöglich gewesen bei all den Versuchen, wo Laute von hinten an fliegende Tiere drangen. Selbstverständlich ist eine solche Einstellung immer möglich, wenn die Schallquelle öfter oder längere Zeit tätig ist, oder wenn ein Objekt im Anflug geortet wird. Zur Feststellung der Richtung ist somit die Erfassung des Winkels des an die Ohren treffenden Schalles nötig.

Zugleich wird die Entfernung festgestellt, die sich trigonometrisch aus dem Dreieck, bestehend aus einer Seite (Abstand der Ohren) und zwei Winkeln (an beiden Ohren), ergibt. Der Präzision des Anfluges wegen ist kaum anzunehmen, daß etwa die beim Menschen nach KLENSCH je nach Entfernung variierende Schallqualität mehr als eine unterstützende Rolle spielen kann, da es nicht vorstellbar ist, daß mit einer unbekanntenen Schallqualität eine genaue Entfernungsmessung zustandekommen könnte. Vielmehr muß angenommen werden, daß Fledermäuse im Gegensatz zum Menschen weniger als  $3^\circ$  einer Richtungsänderung zu perzipieren vermögen, da sonst ein Anflug auf einen  $\text{cm}^2$  genau (weniger ist nicht feststellbar, da die Schnauze zu groß ist) aus einer Entfernung von etwa 4 m nicht möglich wäre. Denn schon bei einer Abweichung um  $1^\circ$  würde dies auf eine Entfernung von 4 m etwa 7 cm ausmachen. Für die Richtigkeit der Annahme, daß nur mit Hilfe beider Ohren eine genaue Richtungs- und Entfernungsfeststellung getroffen werden kann, dürften die schon oft wiederholten Versuche sprechen, daß durch die Verstopfung eines Ohres die Orientierung dieser Tiere sehr stark beeinträchtigt wird.

Die Unterscheidung von Vorne und Hinten spielt bei den Fledermäusen während des Jagdfluges kaum eine Rolle, wenn sie sich hierbei lediglich nach ihren Ultraschallechos orientieren, da diese nur von vorne kommen können. Sobald sie aber auch Lauf- oder Fluggeräusche von Beutetieren bzw. künstlich erzeugte Laute orten, ist die Unterscheidung von Vorne und Hinten auch für sie wichtig und notwendig, weil diese aus jeder Richtung kommen können. Wenn nun beim Menschen hierzu eine gewisse Kopf- bzw. Körperbewegung notwendig ist, so dürfte diese bei Fledermäusen mit dem Fluge ohnehin gegeben sein. Nur bei einem hängenden Tier verläuft eine Kopfbewegung um

die Achse der Wirbelsäule im gleichen Sinne wie beim Menschen. Denn ein fliegendes bzw. laufendes Tier nimmt eine horizontale Körperlage ein und eine Kopfdrehung um die Achse der Wirbelsäule verursacht nicht eine Verlagerung der Ohren in der Horizontalen, sondern in der Vertikalen. Eine Verlagerung der Ohren in der Horizontalen erfolgt vielmehr im Laufen oder Fliegen durch eine seitliche Kopfbewegung. Außerdem ist zu bedenken, daß die zu- bzw. abnehmende Intensität einer Schallquelle, womit für das fliegende Tier Vorne und Hinten gekennzeichnet wird, als allgemeine Feststellung zu erfassen, keine besonderen Anforderungen darstellt. Denn mehr als einer allgemeinen Erfassung von Vorne und Hinten bedarf es nicht, da die genaue Erfassung von Richtung und Entfernung auf die bereits geschilderte Art und Weise erfolgt, gleichgültig, ob sich die Schallquelle vor oder hinter dem Tier befindet. Ein hängendes Tier sieht man auf ein Geräusch hin förmlich zusammensucken, eine Bewegung, die KLENSCH für den Menschen als ausreichend für die Unterscheidung von Vorne und Hinten bezeichnet und die auch hängenden Fledermäusen genügen dürfte. Dadurch also, daß Fledermäuse fliegend entweder die zu- bzw. abnehmende Schallintensität perzipieren, bzw. hängend eine leichte Kopfbewegung durchführen, wobei die Zu- bzw. Abnahme der Schallintensität auf einem bestimmten Ohr richtungsweisend ist, treffen sie die allgemeine Richtungsfeststellung von Vorne oder Hinten.

Die Fixierung einer Schallquelle in der Vertikalen muß im Gegensatz zur Festlegung von Vorne und Hinten eine ebenso genaue sein, wie die in der Horizontalen, da ohne eine genaue Erfassung der Abweichung in der Vertikalen ein zielsicherer Anflug auf eine Schallquelle im Raum unmöglich wäre. So muß auch hier angenommen werden, daß die Winkel des an die Ohren dringenden Schalles in der Vertikalen ebenfalls mit Hilfe der Zeit- bzw. Intensitätsdifferenz erfaßt werden können, wie dies in der Horizontalen geschieht. Durch eine leichte Drehung des Kopfes um die Achse der Wirbelsäule kann jederzeit ein sich in der Horizontalen befindendes Tier eine auf der Zeit- bzw. Intensitätsdifferenz fußende Erfassung der Abweichung von der Horizontalen durchführen. Physikalische Überlegungen lassen die genaue Fixierung einer Schallquelle auch nicht unmöglich erscheinen. Der Mensch vermag, wie bereits dargelegt, die seitliche Verlagerung einer Schallquelle um  $3^\circ$  festzustellen. Bei einer Frequenz von 1 kHz und der Schallgeschwindigkeit von 340 m/sek berechnet sich die Zeitdifferenz, mit der ein Schall das eine Ohr früher erreicht als das andere, mit  $3 \cdot 10^{-5}$  sek. Dem Problem angemessener dürfte es sein, diese Zeiten nicht in Sekunden, sondern in Bruchteilen einer Periode auszudrücken. Dann bedeutet Obiges, daß der Mensch die seitliche Lage einer Schallquelle zu erkennen vermag, wenn die Ohren mit einer Phasendifferenz von  $1/32$  einer Periode erregt werden.

Wenn wir nun annehmen, daß Fledermäuse die gleiche Sensibilität aufweisen wie der Mensch, was keineswegs zu hoch gegriffen sein dürfte, also auch eine Phasenverschiebung von  $1/32$  einer Periode zu perzipieren vermögen, so berechnet sich hieraus, daß sie ein echoerzeugendes Objekt (Insekt, Hindernis) mit einer Abweichung von 10 Winkelminuten bei 120 kHz oder von 20 Winkelminuten bei 60 kHz orten können müßten. Als Maß für die Peilgenauigkeit wirkt das Verhältnis „Ohrenabstand : Wellenlänge“. Dieses beträgt bei Menschen 0,6, bei Fledermäusen 5 bis 10 (ihr Ohrenabstand schwankt je nach Art zwischen 16 und 38 mm). Ist jedoch die Sensibilität der Fledermäuse größer als die des Menschen, was nicht unwahrscheinlich ist, so haben sie sogar die Möglichkeit, noch geringere Abweichungen wahrzunehmen.

Physiologische Untersuchungen, die von GRINNEL (1963) und SUGA (1963, 1964) durchgeführt wurden, zeigen, daß das Gehirn der Fledermäuse ebenfalls solch hohen Anforderungen gewachsen ist. Mit feinen Elektroden konnte die Reaktion einzelner Nervenzellen auf Ultraschalllaute untersucht und dabei festgestellt werden, daß diese jeweils nur auf einen kleinen Frequenzbereich ansprechen. Vorausgesetzt nun, daß die Ohren harmonische Ultraschall-Laute bzw. Geräusche dem Gehirn zu übermitteln ver-

mögen, besteht demnach die Möglichkeit, ihre Beute bzw. Hindernisse gleichzeitig mit verschiedenen Wellenlängen zu orten. Auch die Eigenheiten mancher Zellen, sich nicht entsprechend der Schallintensität zu verhalten, und nicht auf einen lauten, sondern nur auf einen leisen Schall anzusprechen, ist von erheblicher Bedeutung. Insbesondere dürfte auch die Fähigkeit, auf zwei, nur  $\frac{4}{10000}$  sek. auseinanderliegende Laute zu reagieren, die Tiere in die Lage versetzen, den hohen Anforderungen, die im Zusammenhang mit der Vorstellung über die Ortungsvorgänge an das Gehör und das Nervenzentrum gestellt werden müssen, gerecht zu werden.

### Zusammenfassung

1. Die drei Typen der Ultraschall-Aussendung, der:
  - a. Vespertilioniden-Typ (Aussendung nur durch den Mund)
  - b. Rhinolophiden-Typ (Aussendung nur durch die Nase)
  - c. Plecotus-Typ (Aussendung wahlweise durch Mund oder Nase) werden dargelegt und die drei Theorien der Ortung:
    1. Distanz-Theorie
    2. Intensitäts-Theorie
    3. Schwebungs-Theorie
 mit ihren unterschiedlichen Vorstellungen über diesen Vorgang charakterisiert.
2. Die mit steigender Komplikation durchgeführten Versuche ergaben einen absolut sicheren Anflug auf eine Schallquelle, auch bei Verhinderung des direkten Weges. Die Echos von *Myotis myotis* konnten noch in einer Entfernung von 0,75 m und die von *Rhinolophus f. e.* von 2,20 m bei einer Glasplatte als Reflektor festgestellt werden. Die Streuung des Echos war sehr groß; in einer Entfernung von 60 cm vom Reflektor konnte dieses noch 70 cm seitlich vom Versuchstier festgestellt werden. Die Ortung eines Objektes kann von *Myotis myotis* auf eine Entfernung von etwa 4,50 m und bei *Rhinolophus f. e.* auf etwa 12 m erfolgen. An Genauigkeit der Ortung steht jedoch das Mausohr der Hufeisennase nicht nach.
3. Die Versuche erlaubten die Funktion des ausgesandten Lautes und die des Echos getrennt voneinander zu betrachten. Lauf- bzw. Fluggeräusche von Insekten oder künstlich erzeugte Laute, auch im Ultraschallbereich, wurden genau so sicher geortet wie Ultraschall-Echos, weshalb sie diesen funktionsmäßig gleichzusetzen sind.
4. Die Ultraschalllaute haben daher bei allen Fledermäusen lediglich die Aufgabe, „stumme“ Objekte zum Schallen zu bringen. Zur Ortung einer Schallquelle bzw. eines echoerzeugenden Objektes finden nur die von dort ausgehenden Laute Verwendung.
5. Die bestehenden Ortungstheorien sind zur Erklärung der Versuchsergebnisse entweder nicht geeignet oder nicht ausreichend. Es muß vielmehr angenommen werden, daß die Vespertilioniden eine dreidimensionale Ortung durchführen und hierzu, ähnlich wie der Mensch, alle notwendigen Meßwerte zu erfassen vermögen. Hierzu gehört die gekoppelte Feststellung von Richtung und Entfernung, die Erfassung der Abweichung von der Horizontalen und die von vorne und hinten.
6. Eine Fledermaus kann die seitliche Verlagerung einer Schallquelle um 10 Winkelminuten bei einem Laut von 120 kHz oder um 20 Winkelminuten bei einem solchen von 60 kHz erkennen, wenn sie die gleiche Sensibilität wie der Mensch besitzt.

### Summary

#### *Location in Bats*

1. The three types of ultra-sound-emission:
  - a. Vespertilionid type (emission only through the mouth)
  - b. Rhinolophid type (emission only through the nose)
  - c. Plecotus type (emission alternatively through mouth or nose)
 were explained and the three theories of location:
  1. distance theory
  2. intensity theory
  3. beat theory
 with their different ideas of that process were characterized.
2. The experiments conducted with ever increasing complication showed an absolutely sure approach to a sound source, even after the direct approach had been prevented. On a glassplate used as a reflector, the echoes of *Myotis myotis* could still be stated at a distance

- of 0,75 m and those of *Rhinolophus f. e.* at 2,20 m. The spread of the echo was very large; at a distance of 60 cm from the reflector it could still be stated at 70 cm off the side of the test animal. An object is located by *Myotis myotis* at a distance of about 4,50 m and by *Rhinolophus f. e.* at about 12 m. As to the exactness of location, however, *Myotis myotis* is in no way inferior to *Rhinolophus f. e.*
3. The experiments permitted the function of the emitted sound and that of the echo to be observed separately from each other. Noises of running resp. flying insects or artificially produced sounds, even in the supersonic (ultra sound) frequency, were located as exactly as supersonic (ultra sound) echoes; that is why they must be compared in their functions with them.
  4. Thus the ultrasonics of all the bats have the only task of making „mute“ objects sound. For locating a sound source or an echo-producing object only those sounds are used which irradiate from there.
  5. For explaining the results of the experiments the existing theories of locating are either not suitable or not sufficient. On the contrary, it must be supposed that the Vespertilionids conduct a three-dimensional locating and, for this, like man are able to seize all the necessary data. The coupled statement of direction and distance, the seizing of the deviation from the horizontal line and that from the front and the back are connected with that fact.
  6. A bat is able to perceive the lateral dislocation of a sound source of ten angle — minutes at a sound of 120 kHz or of 20 angle-minutes at a sound of 60 kHz, if it has the same sensibility as a human being.

#### Literatur

- DIJKGRAAF, S. (1946): Die Sinneswelt der Fledermäuse. *Experimentia* 2, 11.
- GALAMBOS, R., and GRIFFIN, D. R. (1942): Obstacle avoidance by flying bats; the cries of bats *J. of exper. Zool.* 89, 478.
- GRIFFIN, D. R., DUNNING, D. C., CAHLANDER, D. A., and WEBSTER, F. A. (1962): Correlated orientation sounds and ear movements of Horseshoe bats. *Nature*, 196, 1185.
- GRIFFIN, D. R., and GALAMBOS, R. (1941): The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats *J. of exper. Zool.* 86, 481.
- GRINNEL, A. D., and GRIFFIN, D. R. (1963): The sensitivity of echolocation in bats *J. Physiol.* 167, 38.
- HARTRIDGE, H. (1945): Acoustic control in the flight of bats. *Nature*, 156, 490.
- KEIDEL, W. D. (1970): Lehrbuch der Physiologie. Thieme Stuttgart.
- (1960): Die Funktionsweise des menschlichen Gehörs. *Die Umschau* 60, 73.
- KLENSCH, H. (1949): Die Lokalisation des Schalles im Raum. *Die Naturwissenschaften* 36, 145.
- KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. *Z. vergl. Physiol.* 44, 550.
- (1965): Über die Orientierung einheimischer Fledermäuse während des Fressens. *Z. vergl. Physiol.* 49, 412.
- MÖHRES, F. P. (1953): Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen. *Z. vergl. Physiol.* 34, 547.
- (1910): *Symp. Zool. Soc. Lond.* 3, 57.
- MÖHRES, F. P., und KULZER, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde. *Z. vergl. Physiol.* 32, 468.
- NEUWEILER, G., und MÖHRES, F. P. (1967): Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblattfledermaus, *Megaderma lyra*. *Z. vergl. Physiol.* 57, 147.
- PYE, J. D. (1961): Das Ortungswesen der Fledermäuse. *Endeavour* 20, 101,
- (1963): Mechanismus of Echolocation. *Ergebnisse der Biologie* 26, 13.
- SCHALLER, F., und TIMM, C. (1950): Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge. *Z. vergl. Physiol.* 32, 468.
- SUGA, N. (1964): Recovery Cycles and responses to frequency modulated tone pulses in auditory neurones of echo-locating bats. *J. Physiol.* 175, 50.
- (1965): Analysis of frequency-modulated sounds by auditory neurones of echo-locating bats. *J. Physiol.* 179, 26.
- SUTHERS, R. A. (1965): Acoustic orientation by fish-catching bats. *J. Exp. Zool.* 158, 319
- (1967): Comparative echolocation by fishing bats. *J. Mammalogy* 48, 79.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. A. Kolb, Biologisches Institut der Hochschule, 86 Bamberg, Jesuitenstraße 2

# ÖKOLOGIE DER TIERE

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen

Von Prof. Dr. habil. FRITZ SCHWERTFEGER, Göttingen

## Band I: Autökologie

Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt

1963. 461 Seiten mit 271 Abbildungen und 50 Übersichten. In Ganzleinen 68,— DM

„Auf Grund einer langjährigen Tätigkeit in Forschung und Lehre versteht es der Autor, mit Konzentration auf sein Arbeitsgebiet die Fülle des Tatsachenmaterials, das in einer nahezu unübersehbaren Spezialliteratur niedergelegt ist, übersichtlich zu ordnen und auf relativ knappem Raum zur Darstellung zu bringen. Von der großen Zahl der Publikationen, die in dem Buch verarbeitet sind, legen die umfangreichen Literaturverzeichnisse, die jedem Kapitel angeschlossen sind, Zeugnis ab.“  
*Verhandlungen der Zoolog. Gesellschaft, Wien*

## Band II: Demökologie

Struktur und Dynamik tierischer Populationen

1968. 448 Seiten mit 252 Abbildungen und 55 Übersichten. In Ganzleinen 84,— DM

„Die herangezogenen Beispiele sind vielseitig und lehrreich. Sie entstammen meist der Klasse der Insekten als der populationsdynamisch am besten untersuchten Tiergruppe. Doch sind auch neuere Ergebnisse aus der Säugetierkunde, aus Ornithologie und Ichthyologie angemessen berücksichtigt. Häufig werden die im Text geschilderten Sachverhalte durch schematische Zeichnungen und Kurven anschaulich gemacht, darüber hinaus sind in 55 Übersichten Zahlenwerte und Artenlisten zusammengestellt . . . Schwerdtfegers Buch ist das erste in deutscher Sprache, das so klar und umfassend dieses Teilgebiet der Ökologie darstellt und in der Genauigkeit seiner Gliederung und Begriffsbestimmung, in der kritischen Verarbeitung der bisher vorliegenden Ergebnisse beispielhaft ist.“  
*Natur und Museum*

## Band III: Synökologie

In Vorbereitung

„Es erscheint im letzten Drittel des 20. Jahrhunderts fast unvorstellbar, dafür aber auch um so bewundernswürdiger, wenn eine einzige Gelehrtenpersönlichkeit das Wagnis unternimmt, eine derartige anspruchsvolle Trilogie sukzessive ganz allein zu vollenden. Unbestritten ist der Forstzoologe Schwerdtfeger für ein solches in Neuland führendes Werk ganz besonders prädestiniert . . . Wie die beiden bereits vorliegenden Bände zwingend dartun, wird nach Abschluß des Werkes durch den Band ‚Synökologie‘ ein umfassendes deutschsprachiges Heuristikum der ‚Ökologie der Tiere‘ in unsere Hände gegeben sein, das eine Entsprechung im fremdsprachigen Fachschrifttum noch nicht hat.“  
*Deutsche Literaturzeitung*

## Das Gleichgewicht in der Natur

Von Dr. LORUS J. MILNE und Dr. MARGERY MILNE

Aus dem Amerikan. übersetzt von Dr. K. MEUNIER. 1965. 288 Seiten. In Ganzleinen 24,— DM

„Ein ebenso fesselndes wie erschütterndes Buch . . .“ *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Im Dezember 1970 wird erscheinen:*

# Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks von Ostafrika

Ein Feldführer für Zoologen und Naturfreunde

Von JOHN G. WILLIAMS

Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, Erlangen,  
unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn

1970. Ca. 336 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln, davon 16 farbig. 387 Abbildungen,  
davon 203 farbig, im Text und auf den Tafeln. Taschenformat. Leinen ca. 38,— DM

Dieser Feldführer ist in erster Linie für die von Jahr zu Jahr wachsende Zahl von Besuchern bestimmt, die in Afrika vor allem die einzigartige Tierwelt kennenlernen möchten. JOHN G. WILLIAMS, hervorragender Kenner Ostafrikas und Gründer des East African Wildlife Advisory Service, stellt im ersten Teil des Buches über 60 Nationalparks und Wildschutzgebiete in Kenia, Tansania und Uganda vor, beschreibt die einzelnen Landschaftstypen mit ihren Tierbeständen, gibt Hinweise auf Unterkünfte und günstige Verkehrsverbindungen sowie Lageskizzen der Staaten und Reservate. Jeder Parkbeschreibung ist eine Liste der wichtigsten dort vorkommenden Säugetiere und der selteneren Vögel sowie eine Aufstellung der geläufigeren Vogelwelt beigelegt. Nach diesen Angaben läßt sich aus der Fülle des in Ostafrika Gebotenen leicht eine persönliche Auswahl treffen und die Reise entsprechend planen und durchführen. Das richtige Ansprechen der Tierwelt an Ort und Stelle ermöglichen insbesondere die speziellen Teile des Taschenbuches, das seine Bedeutung somit auch für den Zoologen besitzt.

In dem der Bestimmung der Säugetiere gewidmeten Teil behandelt WILLIAMS in systematischer Folge über 130 größere, auffällige Wildarten. Alle vorkommenden Säugerordnungen werden kurz und prägnant so charakterisiert, daß auch für kleinere, artlich nicht erwähnte Formen die systematische Stellung selbst von interessierten Laien herausgefunden werden kann. Gute Feldmerkmale sowie genaue Angaben des Lebensraumes und der Verbreitung ermöglichen die Unterscheidung selbst der schwerer anzusprechenden Antilopen- und Meerkatzenarten. Die bewußt schlichte, jedermann verständliche Form des Textes, macht das Taschenbuch auch für den mit der Systematik weniger Vertrauten nützlich.

Das gilt auch für den Bestimmungsteil der Vögel. Neueren Erkenntnissen folgend, bearbeitete HANS E. WOLTERS die systematische Stellung der behandelten selteneren Vogelarten und gab vielen von ihnen erstmalig zu den wissenschaftlichen Bezeichnungen auch deutsche Namen. Diese Vereinfachung beim Kennenlernen von über 200 neuen Arten wird dem Naturfreund sehr willkommen sein. Hinweise auf die verschiedenen Rufe bzw. Gesangstrophen verhelfen bei zahlreichen Vogelarten auch zum akustischen Erkennen.

In über 130 Schwarz-Weiß-Abbildungen und mehr als 200 Farbabbildungen zeichnete RANA FENNESSY fast alle im Text behandelten Säugetiere und Vögel. Nach der bewährten Darstellungsweise von PETERSON sind die Feldmerkmale durch Pfeile hervorgehoben worden, um ein schnelles Bestimmen der Arten schon anhand der Abbildungen zu gewährleisten.

So schließt das handliche Bestimmungsbuch Touristen wie Zoologen auf praktische Weise den Zugang zu Säugetieren und seltenen Vögeln in den Nationalparks von Ostafrika und trägt als Nachschlagewerk zur Vertiefung und Auswertung der an Ort und Stelle gemachten Beobachtungen bei.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT  
FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. VAN BREE, Amsterdam — W. HERRE, Kiel — K. HERTER, Berlin — H.-G. KLÖS, Berlin — B. LANZA, Florenz — T. C. S. MORRISON-SCOTT, London — H. NACHTSHEIM, Berlin — D. STARCK, Frankfurt a. M. — E. THENIUS, Wien — W. VERHEYEN, Antwerpen

Schriftleitung M. RÖHRS, Hannover

35. BAND · HEFT 6

Dezember 1970



DEZ 1970

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt

THENIUS, E.: Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — The evolution and the biogeography of the pigs (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) . . . . .	321
OBOUSSIER, H.: Beiträge zur Kenntnis der Pelea ( <i>Pelea capreolus</i> , Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen anderen Bovinae ( <i>Redunca fulvorufula</i> , <i>Gazella thomsoni</i> , <i>Antidorcas marsupialis</i> ). — Contributions to the knowledge of Pelea ( <i>Pelea capreolus</i> , Bovidae, Mammalia) . . . . .	342
MÜLLER-SCHWARZE, D. and CH.: Lip-Smacking in the Pronghorn ( <i>Antilocapra americana</i> ) . . . . .	353
GRIMM, R.: Blauböckchen ( <i>Cephalophus monticola</i> (Thunberg, 1798); Cephalophinae, Bovidae) als Insektenfresser. — <i>Cephalophus monticola</i> as an ant-eater . . . . .	357
MAZAK, V.: On a supposed prehistoric Representation of the Pleistocene Scimitar Cat, <i>Homotherium</i> Fabrini, 1890 (Mammalia; Machairodontidae) . . . . .	359
GROPP, A., MARSHALL, J., FLATZ, G., OLBRICH, M., MANYANONDHA, K., und SANTADUSIT, A.: Chromosomenpolymorphismus durch überzählige Autosomen. — Chromosome polymorphism by extra-autosomes . . . . .	363
ONDRIAS, J. C.: Contribution to the knowledge of <i>Crocidura suaveolens</i> (Mammalia, Insectivora) from Greece, with a description of a new subspecies . . . . .	371
STARCK, D.: Dr. phil. ARTHUR GEORGI † . . . . .	382
Schriftenschau . . . . .	383
Berichtigung . . . . .	384

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

**Herausgeberschaft und Schriftleitung:** Manuskriptsendungen sind zu richten an die Herren Herausgeber oder direkt an den Schriftleiter: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover, Bischofsholer Damm 15.

**Manuskripte:** Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 zu behandeln.

**Sonderdrucke:** An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

**Alle Rechte, auch die Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen** sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie, und dergleichen nach Maßgabe des zwischen der Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Gesamtvertrages vom 15. 7. 1970 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Gesamtvertrag vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für urheberrechtliche Vervielfältigungsgebühren GmbH, 6 Frankfurt/Main 1, Gr. Hirschgraben 17/21, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jede Druckseite je Exemplar eine Marke im Betrag von 0,40 DM zu verwenden.

**Erscheinungsweise und Bezugspreis:** Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementpreis beträgt je Band 108,— DM zuzügl. aml. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 20,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.



# Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia)

Von ERICH THENIUS

Eingang des Ms. 15. 6. 1970

## Einleitung und historischer Überblick

Anlaß zu vorliegender Studie waren Schädelknochen von Suiden aus dem österreichischen Tertiär (MOTTL 1966, THENIUS im Druck). Da die Bearbeitung dieser Reste einen eingehenden Vergleich mit rezenten und fossilen Schweinen notwendig machte und überdies eine moderne, zusammenfassende Studie über die Evolution der fossilen und rezenten Suiden fehlt, schien eine solche wünschenswert. Ein derartiger Versuch war auch schon dadurch gerechtfertigt, als die eingehenden Vergleichsuntersuchungen an fossilem Material zu der Erkenntnis führten, daß innerhalb verschiedener Stammlinien unabhängig voneinander ähnliche „trends“ und damit mehrfach Parallelerscheinungen auftreten.

Gleichzeitig wurde auch der Versuch gemacht, die Evolution der Suiden von verschiedenen Gesichtspunkten (z. B. morphologisch-historisch, funktionell-anatomisch und ethologisch) aus zu betrachten und damit schließlich die tatsächlichen phylogenetischen Zusammenhänge aufzuzeigen. Daß hier der Paläontologie durch die Fossildokumentation eine besondere Bedeutung zukommt, erscheint verständlich, da die Fossilien die einzigen realhistorischen Belege für die Phylogenese bilden. Leider fehlen vergleichend morphologische und karyologische Untersuchungen von dieser Paarhufergruppe fast völlig (J. TAYLOR, HUNGERFORD und SNYDER 1969).

Mit der Evolution der Suiden und ihren verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander haben sich Paläontologen und Zoologen bereits frühzeitig befaßt. Wenn man von den Diskussionen über die Herkunft und Ableitung der Hausschweine absieht, so hat bereits R. LYDEKKER im Jahre 1884 anlässlich der Bearbeitung der indischen Siwalik-Suiden die vermutlichen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen dort beschriebenen fossilen Arten erörtert, ohne allerdings die Phylogenie der Suiden selbst zu diskutieren. Dies erfolgte wenige Jahre später durch H. G. STEHLIN, der in seiner „Geschichte des Suiden-Gebisses“ (1899/1900) erstmals an Hand der damals bekannten fossilen und rezenten Suiden die Gebiß-Evolution aufzeigte und damit die Grundlage für spätere Untersuchungen über die Phylogenie dieser Säugetiergruppe schuf. STEHLIN berücksichtigte in seiner Monographie allerdings auch die Tayassuiden (= Dicotyliden), die damals nur als Unterfamilie der Suiden gewertet wurden, heute jedoch allgemein auf Grund der für sie typischen Merkmalskombination als eigene Familie von den Suiden abgetrennt werden (SIMPSON 1945 u. a.).

Die morphologischen Differenzen zwischen den heutigen Vertretern der Suiden und der Tayassuiden sind der Ausdruck der divergierenden „trends“ dieser beiden Paarhufergruppen, die bereits im Alttertiär nachweisbar sind. Fossilformen dokumentieren die bereits im mittleren Oligozän getrennte Evolution der beiden Familien, ohne jedoch deren gemeinsamen Ursprung auszuschließen. So sind mit (*Pro-*)*Palaeochoerus* aus dem europäischen und mit *Perochoerus* aus dem nordamerikanischen Oligozän jeweils primitive, aber kennzeichnende Angehörige der Suiden bzw. der Tayassuiden bekannt. Wenn auch die gemeinsame Wurzelgruppe von Suiden und Tayassuiden bisher noch nicht

nachgewiesen werden konnte<sup>1</sup>, so besteht nach den bisherigen Fossilfunden kaum ein Zweifel, daß das gemeinsame Entstehungsgebiet in Eurasien gelegen ist. Während allerdings die Suiden niemals die Neue Welt erreichten, sind Vertreter der Tayassuiden im Tertiär wiederholt aus Eurasien bekannt geworden (z. B. *Doliochoerus*, „*Choerotherium*“ = *Taucanamo*), doch belegen die Fossilfunde, daß die Evolutionszentren der Tayassuiden während der Tertiärzeit in Nordamerika lagen und daß verschiedentlich Angehörige der Tayassuiden über die damals landfeste Beringbrücke nach Eurasien gelangten. Erst im Quartär verlagerten sich die Evolutionszentren der Nabelschweine nach Zentral- und Südamerika (vgl. RUSCONI 1931, WOODBURNE 1968).

Die Tayassuiden lassen etliche Evolutionstendenzen erkennen, die von Suiden unbekannt sind. Zu diesen „trends“ zählen die Molarisierung der Prämolaren, die in diesem Ausmaß bei Suiden nicht vorkommt, die nicht zu Imponierorganen umgestalteten und stets „normal“ im Kiefer eingepflanzten, nicht tordierten Oberkiefereckzähne und die stärkere Reduktion der seitlichen Zehenstrahlen. Dazu kommen noch verschiedene morphologisch-anatomische Besonderheiten, von denen die charakteristische Rückendrüse, der die Nabelschweine ihren Namen verdanken, der komplizierte Magen sowie die von den Suiden abweichende Ausbildung der Schädelbasis und der Kaumuskelatur hervorgehoben seien (vgl. WOODBURNE 1968). Das Fehlen folgender Merkmalsänderungen kann gleichfalls als typisch gewertet werden: Der Bau des Schädels bleibt weitgehend konstant und läßt die innerhalb verschiedener Suidenstämme beobachtbaren evolutionären parallelen Veränderungen vermissen, indem lediglich die Schnauzenlänge variiert; die  $M^3$  zeigen keine Tendenz zur Verlängerung durch zusätzliche Talon(id)-Höcker; den Backenzähnen fehlt eine echte Hypsodontie<sup>2</sup>, wie sie etwa für manche Angehörige der Suinae und Phacochoerinae kennzeichnend ist. Damit sind die wichtigsten gegensätzlichen „trends“ bei Tayassuiden und Suiden genannt. Während sich bei den Suiden die wesentlichsten Evolutionsschritte im Gebiß und im Bau des Schädels ausprägen und der Bau der Extremitäten im wesentlichen konstant bleibt, verhält sich bei den Tayassuiden der Bau des Schädels und des Gebisses weitgehend uniform, und die Gliedmaßen zeigen unterschiedliche Reduktionstendenzen an den seitlichen Zehenstrahlen, die eine Trennung in verschiedene Stammlinien ermöglichen, zugleich aber auch deren Korrelation mit den verschiedenen Umweltsbedingungen erkennen lassen und dadurch bereits im Miozän Arten der feuchten Niederungsgebiete, der etwas trockeneren Ebenen und der semi-ariden intermontanen Becken unterscheiden lassen (WOODBURNE 1969). Auch im Bau des Gehirns zeigt *Tayassu* einen eigenen, von den Suiden abweichenden Typ (KRUSKA 1970).

Diese Evolutionstendenzen bestätigen die Notwendigkeit der familienmäßigen Trennung, was indirekt auch wiederum durch die Gliederung innerhalb der Suiden, unter denen mehrere, als Unterfamilien zu bewertende taxonomische Kategorien zu unterscheiden sind, bekräftigt bzw. notwendig gemacht wird.

Damit sei wieder auf den historischen Rückblick zurückgekommen. In seiner Monographie „The Fossil Suidae of India“ gibt G. E. PILGRIM (1926) eine vollständige Übersicht über die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der altweltlichen Suiden. PILGRIM stützt sich dabei im wesentlichen auf das Gebiß, so daß die von ihm in einem übersichtlichen Diagramm dargestellten Zusammenhänge praktisch einer Gebißevolution entsprechen. Da Südasien im Jungtertiär ein Radiationszentrum

<sup>1</sup> *Cebochoerus* aus dem europäischen Eozän wird zwar verschiedentlich als Stammform der *Suoidea* angesehen (MOHR 1960), doch ist dies wegen der abweichenden Gebißspezialisierung (C inf. incisiviform,  $P\frac{1}{1}$  caniniform) nicht möglich (vgl. VIRET 1961).

<sup>2</sup> Es sind bei Tayassuiden bestenfalls Ansätze zu einer Hochkronigkeit vorhanden (z. B. *Platygonus*), ohne daß jedoch von einer Hypsodontie gesprochen werden kann (RUSCONI 1929, WOODBURNE 1968).

der Suiden war und außerdem die Siwalikablagerungen eine Gliederung des Jungtertiärs und Pleistozäns in insgesamt sechs Faunenzone (Kamlial bis Pinjor) zulassen, waren für PILGRIM wesentliche Voraussetzungen für seine taxonomisch-phylogenetischen Untersuchungen gegeben. Da sich PILGRIM jedoch vorwiegend nur auf einige spezielle Details in der Zahnstruktur (z. B. Ausbildung des  $P_4$ ) stützte, wurden seine Schlußfolgerungen (z. B. Aufspaltung der zu *Sus* und *Potamochoerus* führenden Stammelinien bereits im Alt-Eozän und die schon für das Mittel-Eozän angenommene Trennung des *Hyotherium*- und *Sus*-Stammes) verschiedentlich kritisiert und abgelehnt (vgl. MATTHEW 1929, COLBERT 1935, DEHM 1934). Andererseits wurden verschiedene seiner Auffassungen durch neuere Untersuchungen bestätigt (z. B. Tetraconodontinen mit *Conohyus*, *Tetraconodon* und *Siva-choerus*; Ableitung von *Potamochoerus* von *Prototamochoerus*).

Hinsichtlich der Methodik gilt ähnliches für VAN HOEPEN (1932), der sich mit pleistozänen Warzenschweinen (Phacochoerinen) Südafrikas befaßt. Die hier neu aufgestellten „Gattungen“ und „Arten“ beruhen praktisch auf verschiedenen Abkaungsstadien einzelner Backenzähne, die bei diesen Suiden hypsodont sind. Eine kritische Diskussion dieser Arbeit findet sich bei ARAMBOURG (1948). Demgegenüber haben PEARSON (1928) an Hand jungtertiärer Suidenreste aus China und COLBERT (1935), der eine Revision der Siwalik-Suiden und Neubeschreibung durchführte, auch Schädelmerkmale zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen herangezogen. COLBERT unterscheidet dadurch innerhalb der indischen Suiden sechs verschiedene Gruppen. Wenn hier auch unvollständige Erhaltung bzw. Parallelentwicklungen im Schädelbau (z. B. *Sus falconeri* als vermeintliche Stammform von *Phacochoerus*) verschiedentlich zu falschen Schlußfolgerungen führte, so haben diese Untersuchungen doch zu weitgehend gesicherten Ergebnissen geführt, die seither nur bestätigt werden konnten und die über eine reine Schädelevolution hinausgehen. Da sich COLBERT (1935) auf die indischen Suiden beschränkte, fällt die von ihm auf Grund angeblicher Chinji-Hippario-

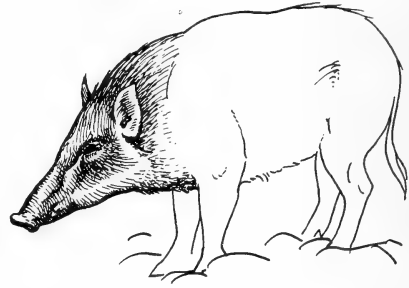


Abb. 1. Evolution der Kopfzeichnung bei rezenten Suiden. Zunehmende Differenzierung des Kopfmusters bei rezenten Suiden. *Sus scrofa leucomystax* (oben), *Sus barbatus* (Mitte) und *Potamochoerus porcus pictus* (unten). *Potamochoerus* nach PORTMANN (1960). Jeweils Endformen verschiedener Stämme innerhalb der Suinae



Abb. 2. Evolution der Impo-  
nierorgane (C sup.) sowie der  
Gesichtswarzen bei rezenten  
Suiden. *Sus scrofa* (oben) als  
primitiver undifferenzierter  
Typ. *Sus verrucosus* (Mitte) mit  
kräftigen Caninen und differen-  
zierten Gesichtswarzen. *Phaco-  
choerus* (unten) mit besonders  
stark vergrößerten Maxillar-  
caninen und Gesichtswarzen.  
Nach GEIST (1966) verändert  
umgezeichnet. Spezialisations-  
reihe aus Endformen verschie-  
dener Stämme

nen durchgeführte, altersmäßig irrige Parallelisierung mit außerindischen Vorkommen nicht weiter ins Gewicht. Haben doch die nach dem 2. Weltkrieg durch DEHM und VON KOENIGSWALD erfolgten Aufsammlungen und die Vergleichsuntersuchungen der südasiatischen Hipparionen durch HUSSAIN (1969) gezeigt, daß die angeblich aus dem Chinji-Horizont stammenden Hipparionen nach dem Erhaltungszustand und nach dem Evolutionsgrad solchen aus dem viel jüngeren Dhok Pathan-Horizont entsprechen. Damit hat sich auch die auf Grund der übrigen Fauna angenommene Parallelisierung, wonach der Chinji-Horizont nicht dem Alt-Pliozän entspricht, sondern präpliozän ist, bestätigt. Durch diese nunmehr gesicherte altersmäßige Parallelisierung südasiatischer und europäischer Vorkommen ergeben sich auch für das von PILGRIM (1926) gegebene Dendrogramm wesentliche Änderungen.

ARAMBOURG (1948) gibt anlässlich der Bearbeitung der Fauna von Omo (Äthiopien) eine Revision der quartären Suiden Afrikas, die durch Untersuchungen von COOKE (1949), EWER (1956, 1958a) und LEAKEY (1958, 1965) ergänzt und modifiziert wurden. Die zahlreichen neuen Fossilfunde vor allem aus Ostafrika dokumentieren, daß der afrikanische Kontinent zur jüngsten Tertiärzeit und im Pleistozän ein Radiationszentrum der Phacochoerinen war, ohne daß jedoch deren Ursprung eindeutig geklärt werden konnte. So konnte EWER (1958) zeigen, das *Hylochoerus* weder eine phylogenetische, noch eine morphologische Zwischenstellung zwischen *Potamochoerus* und *Phacochoerus* einnimmt, wie auf Grund von Schädelmerkmalen verschiedentlich (s. BÖKER 1937) angenommen wurde, sondern eine als in manchen Merkmalen stark evolvierte Potamochoerinengattung darstellt. BÖKER bringt die zunehmende Vergrößerung der Eckzähne bei der Reihe *Potamochoerus-Hylochoerus-Phacochoerus* mit der steigenden Wühltätigkeit mit den Oberkiefer Eckzähnen in Verbindung. In diesem Zusammenhang scheinen nicht nur die neueren Beobachtungen an *Hylochoerus* wichtig, die zeigen, daß das Riesenschwein kein Wühler ist, sondern auch die Untersuchungen über die ethologische Evolution bei Suiden durch GEIST (1966) erwähnenswert. GEIST weist auf die zunehmende „Cephalisation“ hin und meint damit die progressive Konzentration von Impo-  
nierorganen bzw. Waffen (Caninen) sowie von Gesichtswarzen und der Zeichnung auf dem Kopf. Den in dieser Hinsicht primitiven Schweinen fehlen Gesichtszzeichnung und Kopfwarzen, während sie bei den spezialisierten mehr oder weniger stark ausgeprägt sind. (Abb. 1). So lassen sich nach der progressiven „Cephalisation“ unter den rezenten Suiden *Sus scrofa* – S.

*verrucosus* — *Phacochoerus aethiopicus* zu einer ethologischen Reihe anordnen (GEIST 1966; Abb. 2), die weitgehend mit den innerartlichen Kampfweisen in Zusammenhang steht. Diese Kampfweisen sind recht verschieden, indem Lateral-, Kopf- und Stirnkämpfe unterschieden werden können. Die Lateralkämpfe bei *Sus* stellen die ursprünglichste, die Kopfkämpfe bei *Potamochoerus* eine fortschrittlichere und die Stirnkämpfe von *Phacochoerus* und *Hylchoerus* die spezialisierteste Kampfweise innerhalb der Suiden dar (FRÄDRICH 1965, 1968). Aus diesen und den obigen Bemerkungen geht hervor, daß die Evolution von Verhaltensweisen (z. B. innerartliche Kampfweisen) weder mit der morphologischen konform gehen muß noch sogenannte anatomische Reihen unter den rezenten Suiden zwingende Schlußfolgerungen auf den tatsächlichen Ablauf der Phylogenie zulassen. Abgesehen davon, daß es sich bei den berücksichtigten Arten um gleichzeitig lebende Endformen handelt, ist auf Grund des Mosaikmodus der phyletischen Entwicklung eine derartige Übereinstimmung nicht unbedingt zu erwarten.

Wenn hier nun an Hand von Fossilfunden Aussagen über die Phylogenese erfolgen, so beruhen diese auf möglichst vielen morphologischen Einzelmerkmalen und auf der Berücksichtigung der ökologischen Gegebenheiten in Form der Umwelt. Ist dies nicht der Fall, dann entspricht die vermeintliche Phylogenese nur einer Merkmalsevolution, und es werden erst vollständiger Fossilfunde eine endgültige Beurteilung möglich machen. Wie im folgenden noch gezeigt werden soll, kommt es unter den Suiden zu zahlreichen Parallelerscheinungen, die meist als gleichsinnige Anpassungen funktionell bedingt sind. Sie erschweren zweifellos eine Beurteilung der Verwandtschaftlichen Beziehungen.

Bevor im speziellen auf dieses Thema eingegangen sei, sind noch Hinweise auf weitere Untersuchungsergebnisse an fossilen Suiden notwendig. In den beiden letzten Jahrzehnten sind — abgesehen von den bereits oben genannten Untersuchungen — eine Reihe von Beiträgen zur Phylogenie einzelner Formen oder Gruppen veröffentlicht worden. THENIUS (1950) diskutiert die Herkunft der rezenten *Potamochoerus* und der pliozänen Gattung *Microstonyx*, die auch von TROFIMOV (1954) von *Hyootherium* abgeleitet wird, während HÜNERMANN (1968) *Dicoryphochoerus* als Stammform ansieht. Mit diesen unterschiedlichen Auffassungen sind auch verbreitungsgeschichtliche Fragen verknüpft, indem erstere mit einer endemischen oder afrikanischen Entstehung, letztere mit einer Herkunft aus Südasien verbunden ist. HOOIJER (1954) beschreibt aus dem Pleistozän von Celebes eine neue Gattung (*Celebochoerus*), die seit dem Miozän — neben *Babyrousa* — ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen haben muß. ARAMBOURG (1963) führt den Nachweis, daß die aberrante Suidengattung *Kubanochoerus* (GABUNIA 1960) aus dem Miozän des Kaukasus ein Synonym von *Bunolistriodon* (ARAMBOURG 1933) ist, während NIKOLOV & THENIUS (1967) *Schizochoerus* aus dem Mio-Pliozän als Angehörigen der Listriodonten anweisen. AZZAROLI (1954)), der eine Revision von *Sus strozzi* aus dem Villafranchium durchführt, bestätigt deren Beziehungen zu *Sus verrucosus* und sieht in *Dicoryphochoerus* eine eigene, mit *D. titan* im Dhok Pathan blind endende Linie. MOTTL (1966) beschreibt einen Schädel von *Hyootherium palaeochoerus* und bestätigt die Zugehörigkeit dieser Art zur Gattung *Hyootherium*.

Serologische oder karyologische Daten liegen bisher nur ganz vereinzelt vor, so daß, im Gegensatz zu manch anderen Säugetiergruppen, von dieser Seite noch keine Hinweise zur Evolution bzw. Phylogenie möglich sind. Da, wie bereits erwähnt, auch die Ethologie nur vereinzelt Beiträge zur Evolution liefert, kann die stammesgeschichtliche Entwicklung der Suiden nur nach morphologischen Gesichtspunkten und unter entsprechender Berücksichtigung von altersmäßig sicher eingestuftem Fossilfunden beurteilt werden.

## Zur Taxonomie der Suiden

Da das System die Grundlage für die Phylogenese bildet, erscheint eine Erörterung der taxonomischen Gliederung notwendig.

Innerhalb der rezenten Suiden werden, sofern überhaupt, bis zu drei Unterfamilien unterschieden. Während FRECHKOP (1955), HALTENORTH (1963) und KOOPMAN (1967) in ihren Übersichten keine weitere Gliederung vornehmen, trennen HILZHEIMER und HECK (1925) die Hirscheber (*Babyrousa*) als eigene Unterfamilie (*Babirussinae*), VAN HOEPEN (1932) und VIRET (1961) die Warzenschweine und ihre fossilen Verwandten als Phacochoerinae von den Suinae ab. Auch ARAMBOURG (1948) betrachtet die Warzenschweine als Angehörige einer eigenen Unterfamilie, zählt jedoch außer verschiedenen Fossilformen (*Metridiochoerus* und *Notochoerus*) auch *Hylchoerus meinertzhageni*, das afrikanische Riesenwaldschwein, dazu. Wie bereits erwähnt, ist *Hylchoerus* ein spezialisierter Angehöriger der Potamochoeren und damit kein primitiver Phacochoerine.

Erscheint die Abtrennung der Phacochoerinen auf Grund der Merkmalskombination und des Fehlens von Übergangsformen zu den Suinae durchaus gerechtfertigt<sup>3</sup>, so läßt sich über die Bewertung der Hirscheber als eigene Unterfamilie diskutieren. Wenn sie hier als Babyrousinae den Suinae gegenübergestellt werden, so vor allem wegen der kennzeichnenden morphologisch-anatomischen Merkmale (schwache Rüsselscheibe, primitives Backengebiß, starke Reduktion der Prämolaren, Stellung und Ausbildung der C sup., Verhältnis von Fazial- zu Gehirnschädel, komplizierter Bau des Magens, Fehlen von Gesichtswarzen), die eine frühzeitige Abspaltung dokumentieren und damit die taxonomische Abgliederung bestätigen. Besonders auffällig ist die Stellung der mehr oder weniger stark gekrümmten Oberkieferzähne, deren Alveolen seitlich der Schnauze liegen und dadurch praktisch keinen Platz für die kaum entwickelte Rüsselmuskulatur lassen. Die Ausbildung der C sup. und das evolvierte Gehirn sind die auffälligsten Unterschiede gegenüber *Palaeochoerus* und zeigen zugleich, daß die Hirscheber in manchen Merkmalen hochspezialisiert sind. Leider geben Fossilfunde keinen Hinweis auf die Herkunft dieser innerhalb der rezenten Suiden isoliert stehenden und räumlich begrenzt verbreiteten Gattung.

Die übrigen rezenten Gattungen (*Potamochoerus*, *Hylchoerus* und *Sus* [einschließlich „*Porcula*“]) lassen sich als Suinae zusammenfassen.

Auch die Gliederung der fossilen Suiden erfolgt nicht einheitlich. Von einigen Fossilformen ist die Dokumentation noch zu dürftig (*Lophochoerus*, *Diamantobhyus* und *Sanitherium*), um definitive Aussagen in taxonomischer und auch phylogenetischer Hinsicht zuzulassen. So ist für *Sanitherium* (= „*Xenochorus*“) aus dem Miozän Eurasiens die Zugehörigkeit zu den Tayassuiden auf Grund des Molarisierungsgrades der Prämolaren und des Unterkieferbaues nicht auszuschließen. Maxillarcantinen und Schädelbasisreste sind leider unbekannt.

Zahl und Abgrenzung der Unterfamilien differieren bei den einzelnen Autoren. Unter Berücksichtigung der jeweiligen Merkmalskombination und auch der unterschiedlichen Evolutionstendenzen lassen sich folgende Unterfamilien unterscheiden: Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae (= „Kubanochoerinae“), Tetraconodontinae, Suinae und Phacochoerinae.

Die Hyotheriinae umfassen mit (*Pro-*) *Palaeochoerus* aus dem Oligo-Miozän die ursprünglichsten Suiden. Weitere Angehörige der Hyotheriinae sind die Genera *Hyotherium*, *Microstonyx* und *Chlenastochoerus*.

<sup>3</sup> Die Hypsodontie der Backenzähne, wie sie VAN HOEPEN (1932) als alleiniges Merkmal zur Unterscheidung von den Suinae anführt, ist nicht ausreichend, da es auch bei Angehörigen der Suinae zur Hochkronigkeit der Molaren kommt.

*Hyotherium* aus dem Mio-Pliozän verhält sich im Gebiß und Schädelbau fortschrittlicher. *Chleuastochoerus* aus dem Pliozän ist nach PEARSON (1928) wie *Hyotherium* als Abkömmling von *Palaeochoerus* anzusehen, weicht jedoch durch die eigenartige Schnauzenregion, die Jochbögen und auch die Orbita stark von *Hyotherium* ab.

Die Babyrousinae sind nur durch *Babyrousa* vertreten, deren typische Merkmale bereits erwähnt wurden.

Als Listriodontinae lassen sich *Bunolistriodon* (= „*Kubanochoerus*“), *Schizochoerus* und *Listriodon* aus dem Jungtertiär zusammenfassen. Besonders charakteristisch sind die schaufelförmig verbreiterten Oberkieferincisiven und die – bisher allerdings nur von *Bunolistriodon* bekannten knöchernen Stirnfortsätze, die einmalig unter den Suoidea sind. Bei *Schizochoerus* sind die Molaren semilophodont, bei *Listriodon* bilophodont gebaut.

Bei den Tetraconodontinen mit den Gattungen *Conohyus* (Oligo-Miozän), *Sivaboerus* und *Tetraconodon* (Plio-Pleistozän) kommt es zur Vergrößerung von Prämolaren ( $P_3^3$  und  $P_4^4$ ), die mit jener der Hyänen verglichen wurde, ohne daß jedoch eine „knochen-“ oder aassfressende Ernährungsweise anzunehmen ist.

Unter den Suinae sind verschiedene Linien zu unterscheiden. Die wichtigsten gemeinsamen Evolutionstendenzen sind die Hypsodontie und Wurzellosigkeit der Caninen, die Ausbildung von Alveolarcristae, die Verlängerung des Fazialschädels, die „Modernisierung“ der Prämolaren und die Vergrößerung des Gehirns. Sie erscheinen mit *Propotamochoerus* und *Dicoryphochoerus* im jüngsten Miozän. *Potamochoeroides* und *Mesochoerus* sind Angehörige der Potamochoerini, *Hyosus* und *Sivabyus* (= *Hippohyus*) solche der Hippohyini, *Dicoryphochoerus* und *Sus* (einschließlich „*Porcula*“) fossile bzw. rezente Vertreter der Suini. Wenn auch bei einzelnen Formen eine Hypsodontie von Backenzähnen eintritt (z. B. *Mesochoerus* = *Omochoerus*), so kommt es doch nie zu der für die Phacochoerinae typischen „Säulen“zähigkeit der Molaren.

Die Phacochoerinae sind als geologisch jüngste Gruppe gegenwärtig nur durch *Phacochoerus* vertreten. Von den zahlreichen fossilen „Gattungen“ sind vermutlich nur *Metridiochoerus* und *Notochoerus* aus dem Pleistozän valid. *Metridiochoerus* verhält sich in manchen Merkmalen ursprünglicher, *Notochoerus* hingegen spezialisierter als *Phacochoerus*. Abgesehen von der „Säulen“zähigkeit der Molaren ist die starke Reduktion der Incisiven und der vorderen Prämolaren ebenso typisch wie die Verlängerung des Fazialschädels, die Verschiebung der Orbitae nach hinten oben und die breite Stirnfläche. Letzteres findet sich auch bei den spezialisierten Hyotheriinen (*Microstonyx major*) im Pliozän.

## Morphologische Evolutionstendenzen innerhalb der Suiden

Die Suiden sind eine Säugetiergruppe, deren Schädel- und Gebißevolution dank zahlreicher Fossilfunde aus tertiär- und eiszeitlichen Ablagerungen in den Grundzügen geklärt ist. Sowohl der Schädel als auch das Gebiß zeigen zahlreiche evolutive Änderungen, die zu weitgehenden Umgestaltungen führten. Manche dieser Veränderungen sind gleichsinnig innerhalb verschiedener Stammlinien erfolgt, was – zumindest teilweise – einen Zusammenhang mit entsprechenden Funktionen in morphologischer bzw. auch ethologischer Hinsicht vermuten läßt. Dies wird durch neuere Untersuchungen über Adaptationserscheinungen und ethologische Beobachtungen an rezenten wildlebenden Suiden bestätigt (vgl. EWER 1958, FRÄDRICH 1965). Aber auch experimentelle Untersuchungen an domestizierten Schweinen haben zum funktionellen Verständnis des Suidenschädels beigetragen (NATHUSIUS 1864, HERRE 1938, KELM 1938, LAMBERTIN

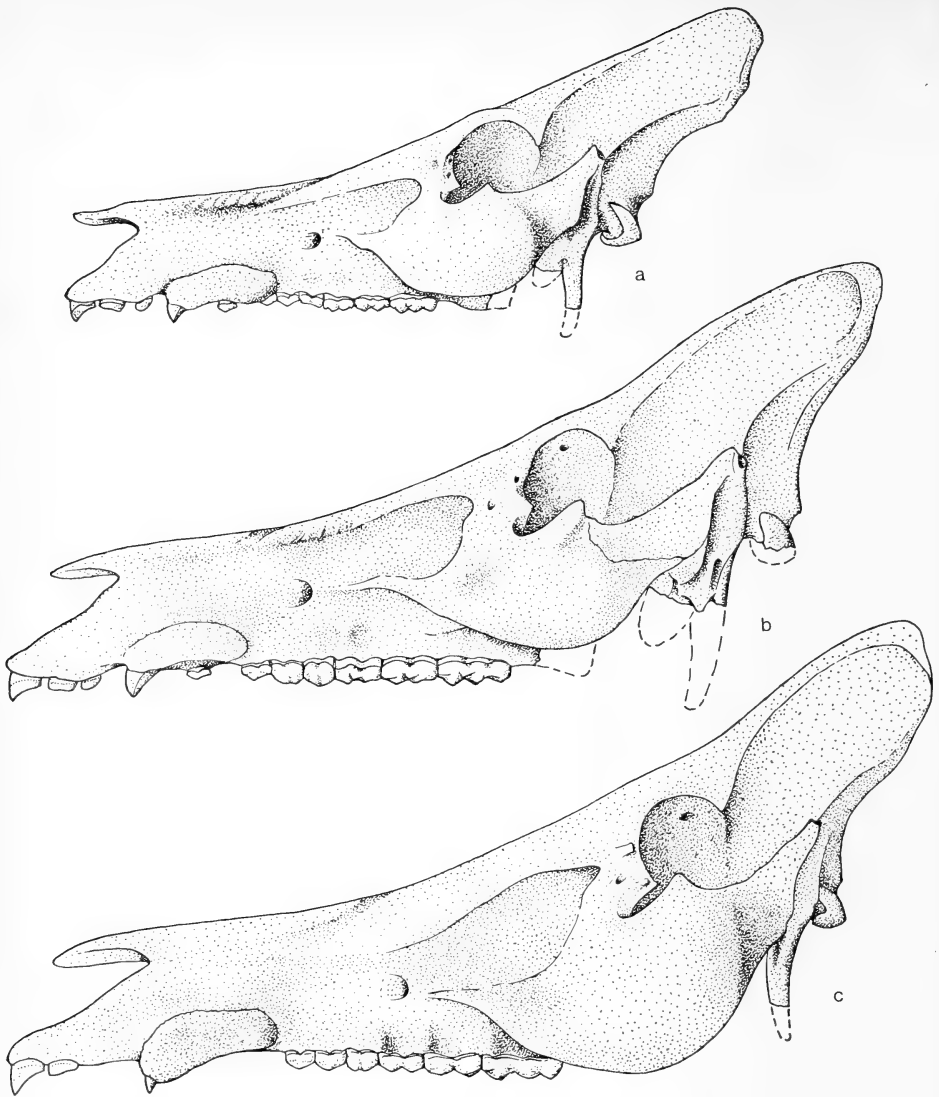


Abb. 3. Evolution des Schädels (Calvarium) innerhalb altpliozäner Hyotheriinae. Seitenansicht a) *Hyotherium palaeochoerus*, b) *Microstonyx antiquus*, c) *M. major*. Zunehmende Verlängerung des Fazialschädels, Verlagerung der Orbita, Vertiefung der Incisura infraorbitalis und Verbreiterung des Jochbogens. Bei *M. major* Reduktion des C sup. Maßstäblich verkleinert. Diese anatomische Reihe entspricht schon aus Altersgründen nicht der phylogenetischen Entwicklung. (Nach THENIUS, im Druck)

1939). Kommt doch nicht nur dem Kaumuskelapparat, sondern auch der Rüsselmuskulatur eine entscheidende Rolle an der Formung des knöchernen Schweineschädels zu.

Zu den auffälligsten Veränderungen zählen die Verlängerung des Fazialschädels und die Verschiebung der Orbitae (Abb. 3), die Ausbildung einer breiten Stirnfläche (Abb. 4) und die Verbreiterung der Jochbögen, die Rüsselmuskulatur und die Bildung von Alveolarcristae, ferner die zunehmende Hochkronigkeit der Backenzähne und die Verlagerung des Kiefergelenkes gegenüber der Backenzahnreihe. Weiter ist auch die



Hyposodontie und Wurzellosigkeit der Caninen, die Reduktion seitlicher Incisiven und vorderer Prämolaren sowie die Talon(id)bildung an den  $M \frac{3}{3}$  zu nennen. Auch die Gesichtswarzen wären hier zu erwähnen, doch lassen die Fossilfunde eine derartige Auswertung nicht zu.

Diese gleichsinnigen Umkonstruktionen erschweren als Parallelbildungen die Beurteilung der taxonomischen Zugehörigkeit und der verwandtschaftlichen Beziehungen, was am Beispiel von *Microstonyx major* aus dem Alt-Pliozän Eurasiens etwas näher ausgeführt sei.

Die von GERVAIS (1848–1852) erstmals als *Sus major* beschriebene Art (= *Sus erymanthius* ROTH und WAGNER 1854) ist ein Angehöriger der sog. Hipparionfaunen und von zahlreichen Fundstellen Süd- und Südosteuropas, Vorder- und Ostasiens nachgewiesen. Durch diese Funde ist das Skelett fast vollständig bekannt. *Microstonyx major* ist ein sehr großwüchsiges Schwein, dessen Schädel vor allem durch die starke Verlängerung der Fazialregion und die außerordentlich kleinen Caninen gekennzeichnet ist. Diese Merkmale — zu denen jedoch noch verschiedene andere typische Kennzeichen kommen — waren für PILGRIM (1926) ausschlaggebend, *Sus major*, zusammen mit *Sus antiquus* und *Sus choeroides*, als eigene Gattung *Microstonyx* von *Sus* abzutrennen. Seitherige Untersuchungen an *Microstonyx major* haben zwar die generische Selbständigkeit bestätigt (TROFIMOV 1954), ohne daß jedoch dadurch die Zugehörigkeit zu den Suinae angezweifelt wurde, die eigentlich stets als selbstverständlich vorausgesetzt wurde. Die Zuordnung zu den Suinae schien durch den langen Fazialschädel, die Lage der Orbitae, die breite, flache Stirnfläche, die kräftigen Alveolarcristae und die Ausbildung der vorderen Prämolaren erwiesen. Auch die sehr stark verbreiterten Jochbögen wurden als Hinweis zur Zugehörigkeit zu den Suinae gewertet, sind sie doch bei *Hylochoerus* in ähnlicher Weise entwickelt und zeigen auch andere Angehörige der Suinae die Tendenz zur Jochbogenverbreiterung.

Erst die Entdeckung weitgehend vollständiger Schädel von *Hyotherium (palaeochoerus)* und von „*Sus*“ *antiquus* aus dem Alt-Pleistozän haben zu wesentlichen neuen Erkenntnissen geführt und dadurch Korrekturen in taxonomischer Hinsicht erforderlich gemacht.

Bei „*Sus*“ *antiquus* sind die Eckzähne durchaus „normal“ ausgebildet, d. h. sie sind bei den ♂♂ nicht reduziert wie bei *Microstonyx major*. Auch fehlt „*Sus*“ *antiquus* die für *M. major* typische Verlängerung des Fazialschädels und die Verlagerung der Orbitae nach hinten oben. Außerdem ist das Vordergebiß vollständig,  $I^3$  und  $P^1_1$  sind nicht reduziert. Andererseits ist die Stirnfläche breit und flach, die Jochbögen zeigen die typische Verbreiterung und die für *M. major* kennzeichnende Incisura infraorbitalis (s. THENIUS i. Druck) ist gleichfalls ausgeprägt. Da auch das Backengebiß — abgesehen von einer geringeren Kronenhöhe der Prämolaren — mit *M. major* weitgehende Übereinstimmung zeigt, schien die Zugehörigkeit der gleichfalls sehr großwüchsigen Art „*Sus*“ *antiquus* zur Gattung *Microstonyx* trotz des Fehlens der von PILGRIM als typisch gewerteten starken Fazialschädelverlängerung und der Reduktion der Eckzähne gegeben. Beide „typischen“ Merkmale sind lediglich als Spezialisationsmerkmale zu werten, die innerhalb der Gattung *Microstonyx* nur der Art *M. major* zukommen.

Andererseits zeigt jedoch auch *Hyotherium palaeochoerus* aus dem Alt-Pliozän Ähnlichkeiten durch eine Verbreiterung der Jochbögen und eine — allerdings schwächere — Incisura infraorbitalis. Der Fazialschädel dieser wesentlich kleineren Art ist allerdings kürzer, Hinterhaupt und Stirnfläche sind nicht verbreitert, der  $M^3$  durch ein Talon nur schwach verlängert. Auf Grund der erwähnten Übereinstimmungen in den abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen (Incisura infraorbitalis, Jochbogenverbreiterung) ist ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen (miozänen) *Hyotherium*-Arten und *Microstonyx* anzunehmen. Freilich läßt sich über die generische Zuordnung von „*Sus*“ *anti-*

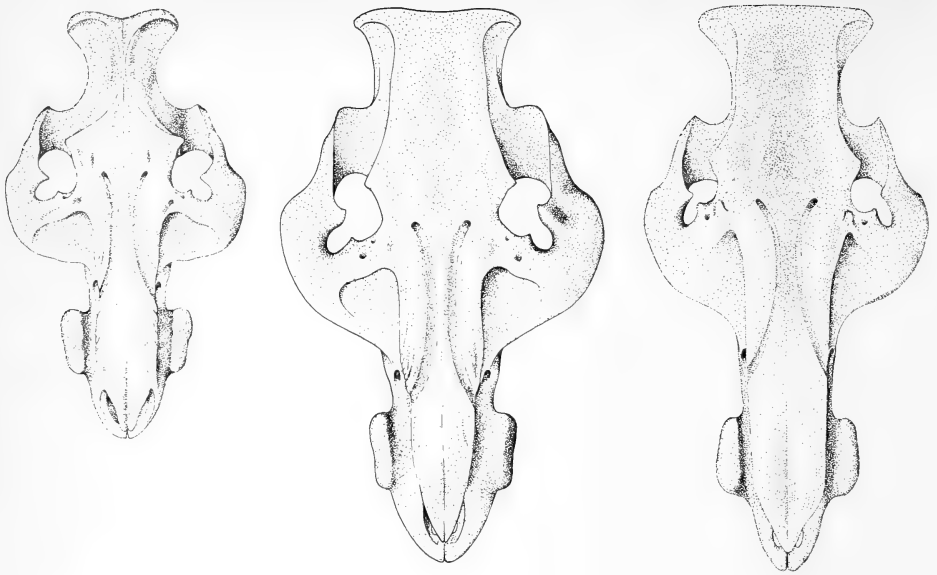


Abb. 4. Evolution des Schädels (Dorsalansicht) innerhalb der Hyotheriinae. Figuren wie in Abb. 3. Beachte relative Verkleinerung der Orbita und breite Stirnfläche bei *Microstonyx*. (Maßstäblich verkleinert)

*quus* (ob *Hyotherium* oder *Microstonyx*) diskutieren. Wenn auch keine Reduktion der Caninen bei „*Sus*“ *antiquus* feststellbar ist, so erscheint doch mit der Verbreiterung von Hinterhaupt und Stirnfläche ein neuer „trend“ eingeleitet, der – zusammen mit der Großwüchsigkeit – den *Microstonyx*-Stamm vom gleichaltrigen (altpliozänen) *Hyotherium palaeochoerus* wesentlich unterscheidet, zumal es sich um einen Merkmalskomplex handelt, der nicht durch die Größenzunahme erklärt werden kann. Wie dem hinsichtlich „*Sus*“ *antiquus* auch sei, machen diese engen morphologischen Beziehungen eine Zuordnung der Gattung *Microstonyx* zu den Hyotheriinen notwendig. *Microstonyx major* ist ein spezialisierter Angehöriger der Hyotheriinae und nicht der Suinae. Die für *Microstonyx* typischen Merkmale sind bei den Suiden in dieser Kombination unbekannt. Die Übereinstimmung durch die Fazialschädelverlängerung, die Reduktion von  $P_1^1$  und  $I^3$ , die Verlagerung der Orbitae und die Verbreiterung der Stirnfläche sind zweifellos als Parallelerscheinungen zu den Suinae zu werten.

So sind bei *Hylochoerus* zwar auch die Jochbögen und die Stirnfläche verbreitert, die Orbitae stark nach hinten oben verschoben und die vorderen P bzw. der  $I^3$  reduziert, doch sind die Caninen exzessiv vergrößert, es fehlen die Alveolarcristae und eine kräftige Rüsselmuskulatur ebenso wie etwa die Incisura infraorbitalis. Weiter ist das Molarengebiss brachyodont und funktionell lophodont und in Zusammenhang damit das Kiefergelenk nicht weiter über das Niveau der Zahnreihen erhoben. Während die *Microstonyx*-Arten richtige Wühler waren, wühlt *Hylochoerus meinertzhageni* überhaupt nicht (MOHR 1960, FRÄDRICH 1968).

Damit sind nur einige funktionelle Zusammenhänge zwischen Schädelgestalt und Ernährung aufgezeigt, die auch bei anderen rezenten Suidenarten auftreten. Die Verbreiterung der Stirnfläche steht vermutlich mit bestimmten Verhaltensweisen in Korrelation (innerartliche Stirnkämpfe), und die Reduktion der Caninen läßt sich mit der Art des Sozialverbandes in Verbindung bringen.

Die Vergrößerung der Eckzähne steht nicht, wie verschiedentlich angenommen

wird, mit der zunehmenden Wühltätigkeit in Zusammenhang, sondern ist bei den Suiden zweifellos mit dem Sozialverhalten gekoppelt. Wäre allein die Wühltätigkeit ausschlaggebend, so müßten die Caninen bei den *Sus*-Arten wesentlich kräftiger sein, bei *Hylochoerus* hingegen klein und reduziert. Das Wühlen erfolgt hauptsächlich mit der Schnauze, und die Oberkieferreckzähne werden nur zusätzlich verwendet. Die spitzen und scharfkantigen Mandibulareckzähne dienen sowohl zur Verteidigung als auch bei innerartlichen Auseinandersetzungen als Waffen. Demgegenüber sind die vergrößerten Oberkiefercaninen primär Imponierorgane, was auch den Geschlechtsdimorphismus erklärt und in Zusammenhang mit der Art der Sozialverbände verständlich erscheint.

Die Suiden leben — abgesehen von vorübergehenden Zusammenrottungen der Bartschweine (*Sus barbatus*) bei Wanderungen — praktisch in Familienverbänden, die neweltlichen Pekaris hingegen in größeren Herden. In Zusammenhang damit steht auch der fehlende Sexualdimorphismus im Caninengebiß bei den Pekaris.

Damit sei aber wieder auf *Microstonyx major* zurückgekommen. Diese Art ist bisher nur aus altplozänen Hipparionfaunen bekannt geworden. Die Begleitfauna setzt sich — soweit ökologisch beurteilbar — aus Savannenformen zusammen, der Lebensraum von *Microstonyx major* dürfte ökologisch mit dem von *Phacochoerus* zu vergleichen sein. Mit dieser Feststellung steht auch die Tatsache in Einklang, daß die Backenzähne von *M. major* oft außerordentlich stark abgekaut sind. Weiter spricht das durchaus nicht seltene Vorkommen in den Hipparionfaunen für die einstige Häufigkeit, so daß die Annahme, daß *M. major* in größeren Verbänden (Herden) lebte, durchaus nicht von der Hand zu weisen ist. Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, wäre damit das Herdenleben als eigentliche Ursache für die Reduktion der Caninen anzusehen.

Der *Microstonyx*-Stamm ist im Plozän ohne Nachkommen ausgestorben, was mit dem Auftreten von Konkurrenten bzw. der nicht geglückten ökologischen Einnischung in den Savannenbiotop erklärt werden kann. Letzteres kann mit der mangelnden Hypsodontie der Backenzähne begründet werden, die als Voraussetzung für savannenbewohnende Grasfresser gilt. Erst mit den *Phacochoerinen* ist den Suiden die dauernde „Eroberung“ der Savannenlandschaft gelungen.

Demgegenüber ist *Microstonyx antiquus* auf Grund des Vorkommens und der Begleitfauna (Fauna vom Eppelsheimer Typ) eine Waldform gewesen, wie dies etwa auch für *Hyotherium palaeochoerus* anzunehmen ist. *Microstonyx antiquus* und *major* schließen sich ökologisch und auch räumlich aus (vgl. auch HÜNERMANN 1968, 1969). Die gegenseitige Altersstellung der Fundsichten der beiden Arten ist noch nicht definitiv zu beurteilen, doch scheint *Microstonyx antiquus* im wesentlichen auf das ältere Alt-Plozän, *M. major* auf das mittlere und jüngere Alt-Plozän beschränkt gewesen zu sein.

Die Evolution des Gehirns hat KRUSKA (1970) an Hand der rezenten Suiden in einer erst nach Niederschrift des Manuskriptes bekannt gewordenen Arbeit aufgezeigt. *Babyrousa* verhält sich durch die großen Bulbi olfactorii, den großen Anteil des Palaeopalliums, die geringe Furchung der Hemisphären und die fehlende Überlappung des Cerebellums am primitivsten, *Sus* und *Phacochoerus* am evoluiertesten, während *Hylochoerus* einen eigenen Typ repräsentiert.

Mit diesen Beispielen sind die wesentlichen evolutiven morphologischen „trends“ und z. T. auch ihre ethologische Beurteilung aufgezeigt worden. Soweit auf Grund der Korrelation zwischen morphologischen Merkmalen und dem Verhalten anzunehmen ist, dürfte es auch bei den Verhaltensweisen zu Parallelentwicklungen gekommen sein, indem etwa Stirnkämpfe unabhängig voneinander nicht nur bei *Hylochoerus* und *Phacochoerus*, sondern auch bei *Microstonyx* aufgetreten sind.

## Die Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suiden

Gemäß der oben gegebenen taxonomischen Gliederung seien die einzelnen Unterfamilien mit ihren verschiedenen Stammlinien besprochen.

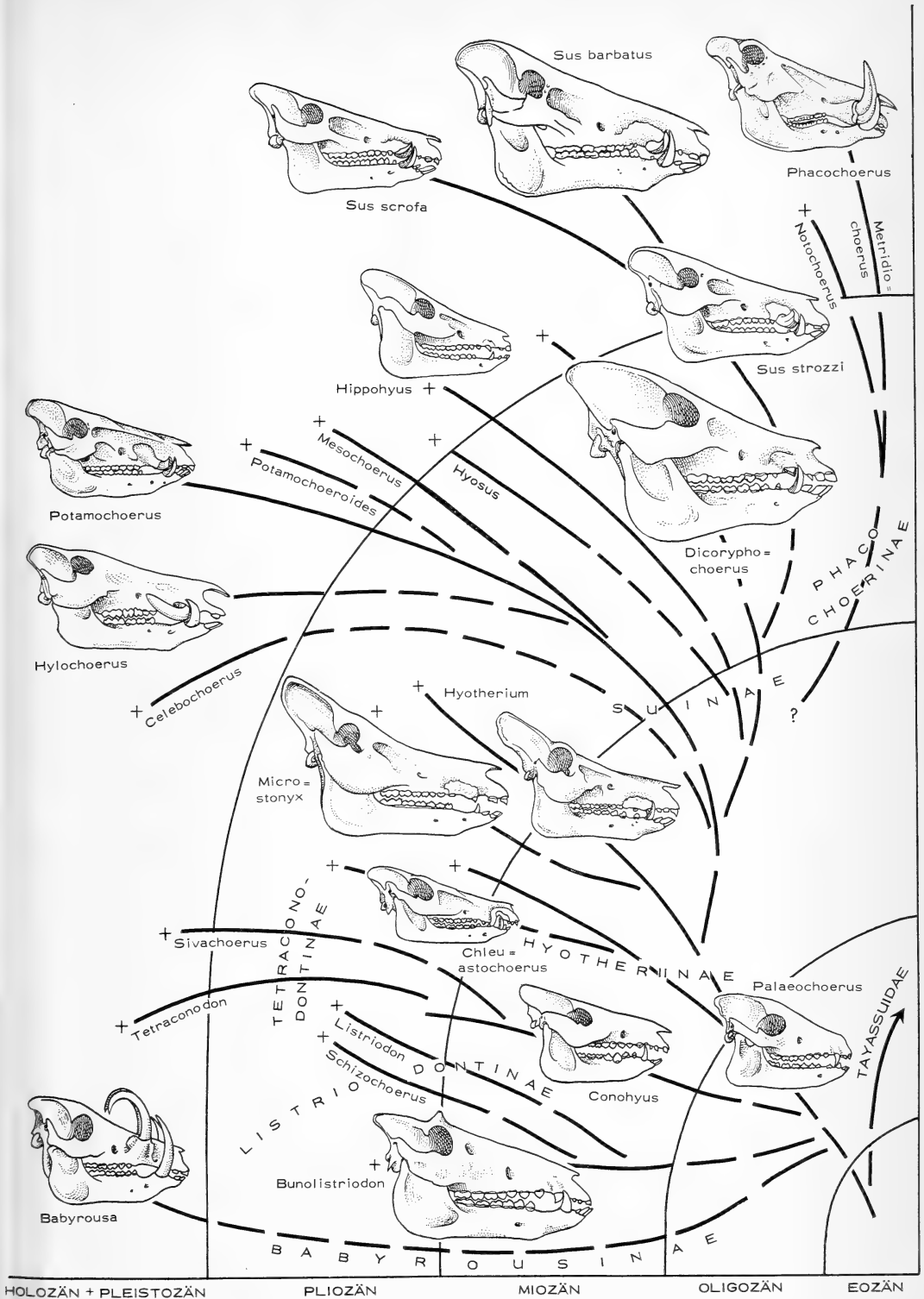
Die geologisch ältesten und auch ursprünglichsten Suiden sind aus dem Mittel-Oligozän Europas bekannt und als (*Pro-*)*Palaeochoerus* beschrieben worden. Es sind kleine Arten mit primitivem Schädelbau (Fazialschädel kürzer als „Hirn“schädel, Orbitae in Schädelmitte, Jochbogen nicht verbreitert, keine Alveolarcristae), einfachem, vollständigen Gebiß (brachyodonte bunodonte Backenzähne, bewurzelt, senkrecht eingepflanzte Caninen, nicht weiter differenzierte Schneidezähne) und — zumindest bei den primitivsten Arten — fünfzehigen Vorderextremitäten. Bemerkenswert ist, daß *Palaeochoerus* in Europa im älteren Miozän von *Hyotherium* abgelöst wird, in Süd-asien jedoch praktisch unverändert neben zahlreichen spezialisierten Suiden bis in das Pliozän persistierte (COLBERT 1935).

Die Gattung *Palaeochoerus* wird allgemein als Wurzelgruppe der Suiden angesehen, was sowohl morphologisch als auch aus Altersgründen möglich erscheint. Allerdings muß für einzelne Stämme (Listriodontinae, Tetraconodontinae und Babyrousiniae) mit einer bereits im Oligozän erfolgten Abspaltung und damit mit einer primären Radiation gerechnet werden (Abb. 5).

Aus *Palaeochoerus* hat sich *Hyotherium* des Mio-Pliozän entwickelt. Bei *Hyotherium* kommt es, abgesehen von einer Größenzunahme, zur Verlängerung des Fazialschädels, Verbreiterung der Jochbögen, Entstehung der Incisura infraorbitalis und zur Bildung kräftiger Alveolarcristae und deutlicher Ansatzstellen für die Rüsselmuskulatur. Weiter ist das Hinterhaupt erhoben, so daß der „Hirn“schädel — mangels ausgehnter Stirnhöhlen — mit dem Fazialschädel einen leichten Knick bildet. Das Nasen-Stirnprofil ist dadurch leicht konkav, ohne daß jedoch eine Oberkiefererelevation vorliegt, wie sie von hochspezialisierten Hausschweinen bekannt ist (THENIUS i. Druck). Der Hirnschädel ist relativ schmal und durch eine Sagittalcrista gekennzeichnet. Die C. sup. zeigen die beginnende Torsion, sind jedoch bewurzelt. Mit der Fazialschädelverlängerung kommt es auch zur Bildung von Diastemata im Bereich der vorderen Prämolaren. Das Gebiß ist vollständig.

Wie bereits auf Seite 329 erwähnt, bildet die Gattung *Microstonyx* aus dem Alt-Pliozän einen evoluierten Abkömmling miozäner Hyotherien. *Microstonyx major* ist als Endform durch die starke Verlängerung des Fazialschädels, die Verschiebung der Orbitae und die stark reduzierten Caninen gekennzeichnet (s. Tabelle, S. 338), doch kann *Microstonyx antiquus* als morphologische Übergangsform von *Hyotherium* zu *Microstonyx major* angesehen werden. Zu den sonstigen Kennzeichen dieser Art zählen das konkave Stirn-Nasenprofil, die Incisura infraorbitalis, die noch stärker ausladenden und ventral bis auf die Höhe der Backenzahnreihe reichenden Jochbogen, die lange und flache Unterkiefersymphyse und die Reduktion von  $P\frac{1}{1}$  und  $I^3$ . Weiter kommt es zu einer Erhöhung des Ramus ascendens mandibulae und damit zu einer für den Kauvor-

Abb. 5. Die vermutlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der Suidae. Unter den rezenten Schweinen stehen die Hirscheber (*Babyrousa*) völlig isoliert und die Warzenschweine (*Phacochoerus*) sind die spezialisiertesten Suiden. Die Wurzelgruppe bilden die Hyotheriinae mit (*Pro-*)*Palaeochoerus*. Durch primäre Radiation im Oligozän entstanden die Babyrousiniae, Listriodontinae und Tetraconodontinae. Sekundäre Radiationen im Jungtertiär führten zur Entstehung der Suinae und Phacochoerinae. Unter den Suinae lassen sich mehrere Stämme mit verschiedenen Linien unterscheiden. Die Potamochoerini mit *Potamochoerus* und *Hylochoerus* als rezenten, mit *Celebochoerus*, *Potamochoeroides* und *Mesochoerus* als ausgestorbenen Gattungen, die plio-pleistozänen Hippohyini (mit *Hyosus* und *Hippohyus* = *Sivahyus*) und die Suini mit *Dicoryphochoerus* und *Sus*. *Microstonyx* aus dem Jungtertiär ist die hochspezialisierte Endform der Hyotheriinae. Verlängerung des Fazialschädels, Verlagerung der Orbitae und Torsion samt Hypsodontie der Maxillarcaninen als Parallelerscheinungen.



HOLOZÄN + PLEISTOZÄN      PLIOZÄN      MIOZÄN      OLIGOZÄN      EOZÄN

gang etwas günstigeren, höheren Lage des Kiefergelenkes. Das hohe Hinterhaupt ist stark verbreitert. *Microstonyx major* ist die im Pliozän wieder ausgestorbene Endform des *Microstonyx*-Stammes, der den Versuch gemacht hat, Savannengebiete zu „obern“.

Die Urheimat des *Microstonyx*-Stammes ist noch nicht endgültig festzulegen. Wenn auch durch *M. antiquus* die bisherige morphologische Lücke zwischen *Hyotherium* und *M. major* weitgehend geschlossen wurde und damit die autochthone Natur wahrscheinlich gemacht ist, so läßt sich eine Entstehung in Afrika und die im späten Miozän bzw. ältesten Pliozän erfolgte Einwanderung nach Europa nicht ausschließen. Dies wird erst nach einer Bearbeitung der miozänen Suiden Ostafrikas möglich sein.

Gegenüber *Microstonyx major* als außerordentlich hoch spezialisierter Art verhält sich *Chleuastochoerus* aus dem Alt-Pliozän Ostasiens in mancher Hinsicht primitiver (Fazialschädelänge, vollständiges Gebiß, M<sup>3</sup> mit schwachem Talon, geringere Jochbogenbreite, schmale Occipitalfläche, niedriges Hinterhaupt), in anderer wieder sogar spezialisierter (Schnauzenregion mit besonders breiten, bogenförmigen Alveolarcristae, schlanke Extremitäten mit stark reduzierten Seitenzehen). Das Nasen-Stirn-Profil ist leicht konvex. Nach PEARSON (1928:75) steht *Chleuastochoerus* dem oligozänen *Palaeochoerus* am nächsten, doch ist es die Endform eines sonst unbekanntes Stammes, der bereits im Miozän neben *Hyotherium* existierte.

Von den Babyrousinæ mit den Hirschebern (*Babyrousa*) von Celebes und den Nachbarinseln (Buru, Togean- und Soela-Inseln) war bereits auf S. 326 die Rede. Sie zeigen eine Mischung primitiver und spezialisierter Merkmale, die zusammen mit der geographischen Verbreitung für einen langen stammesgeschichtlichen Eigenweg dieser Gattung sprechen. Der Schädel zeigt — abgesehen von den Eckzähnen und dem relativ kürzeren, höheren und voluminöseren „Hirn“schädel — durch die schmale Schnauze und die schmalen, nicht verbreiterten Jochbögen Anklänge an *Palaeochoerus*. Die wenigen pleistozänen Fossilfunde aus Celebes und Buru geben in phylogenetischer Hinsicht keine zusätzlichen Hinweise. Auch beim Hirscheber macht sich der Sexualdimorphismus in der Ausbildung der Oberkiefer Eckzähne besonders stark bemerkbar. Es sind zweifellos Imponierorgane, die nach MOHR (1960) auch beim lebenden Tier nur locker in den Alveolen sitzen und schon deshalb bzw. auch wegen der Form und Sprödigkeit wohl kaum als Waffen verwendet werden dürften.

Mit den Listriodonten ist eine weitere Gruppe von Suiden genannt, deren Schädel- und Gebißmerkmale von den übrigen Schweinen abweichen. Die geologisch ältesten Listriodonten stammen aus altmiozänen (burdigalischen) Ablagerungen Afrikas und Europas. Es sind mittelgroße Formen (*Bunolistriodon* = „*Libycochoerus*“; ARAMBOURG 1933, 1961) mit verlängertem Fazialschädel<sup>4</sup>, vollständigem bunodonten und brachyodontem Backenzahngebiß, schaufelförmig verbreiterten mittleren I sup., bewurzelten, gekrümmten und mit Schmelzbändern versehenen Maxillarcaninen, in vertikaler Richtung stark verbreiterten Jochbögen praktisch fehlenden Alveolarcristae und — einmalig unter den Suiden — mit mehr oder weniger konischen knöchernen Fortsätzen über den Orbitae (ARAMBOURG 1963). Damit zählen die Listriodonten in dieser Hinsicht zu den spezialisiertesten Suiden überhaupt. Bemerkenswert ist diese hohe Spezialisierung, die bereits im Alt-Miozän erreicht war. Die Extremitäten waren relativ schlank, die beiden Seitenzehen voll ausgebildet, aber relativ schwach.

Wie bereits ARAMBOURG (1963) nachgewiesen hat, ist *Kubanochoerus* aus dem Mittel-Miozän des Kaukasus (GABUNIA 1960) mit *Bunolistriodon* kongenerisch und als jüngeres Synonym dieser Gattung einzuziehen.

<sup>4</sup> Genaue Verhältniszahlen lassen sich nicht angeben, da das Hinterhaupt der bisher bekannt gewordenen Arten beschädigt ist. Dennoch kann gesagt werden, daß das Hinterhaupt kurz ist (ARAMBOURG 1963).

Diese bunodonten Listriodonten waren im Miozän in Afrika und Eurasien weit verbreitet. Da *Bunolistriodon* bereits in typischer Form im Burdigal auftritt, aus prä-miozänen Ablagerungen Eurasiens jedoch keine direkten Stammformen bekannt sind, nimmt ARAMBOURG (1963) eine Entstehung in Afrika an. Bei *B. robustus* aus dem Mittel-Miozän des Kaukasus sind die knöchernen Schädelfortsätze etwas länger als bei *B. massai* aus dem Burdigal und erinnern dadurch etwas an jene primitiver Giraffiden.

Bei *Schizochœrus* kommt es durch die Ausbildung von Leisten und Kämmen an den Molarenhöckern zur Semilophodontie bzw. Semiselenodontie, doch sind die Incisiven nicht spatelförmig verbreitert, sondern *sus*-ähnlich gestaltet und damit primitiver. Dieser Stamm ist mit *Schizochœrus michali* erstmalig im Jung-Miozän nachgewiesen. Mit *Sch. vallesensis* aus dem Alt-Pliozän verschwindet diese aus Süd- und Osteuropa sowie Kleinasien nachgewiesene Linie wieder.

Auch *Listriodon* bildet eine eigene, durch mehrere Arten (*L. splendens*, *L. pentapotamiae*) aus dem Miozän und Alt-Pliozän Eurasiens bekannte Linie, die zwar gleichfalls einen langen Fazialschädel besitzt, deren Molaren jedoch bilophodont sind. Durch die Bilophodontie erinnert das Gebiß stark an Tapire. *Listriodon* läßt sich von alt- bis mittelmiozänen *Bunolistriodon*-Formen ableiten.

Bemerkenswert ist für die Listriodonten die bereits im Alt-Miozän erreichte große Fazialschädellänge, die innerhalb der übrigen Suiden nicht vor dem Pliozän erreicht wird (s. Tabelle, S. 339).

Für die Tetraconodontinen ist die Verdickung und Vergrößerung der  $P_{\frac{3}{3}}$  und  $P_{\frac{4}{4}}$  kennzeichnend. Mit *Conohyus betpakdalensis* erstmalig im jüngeren Oligozän Mittelasien (Kasachstan) nachgewiesen (TROFIMOV 1949), kommt es im Plio-Pleistozän zur Entstehung richtiger Riesenformen (*Tetraconodon*, *Sivachœrus*), bei denen eine allometrische Vergrößerung der beiden Prämolarenpaare feststellbar ist. *Conohyus* steht morphologisch *Hyootherium* nahe, weicht jedoch durch die vergrößerten Prämolaren ab. Dies und das zeitliche Auftreten macht eine Ableitung von *Hyootherium* unmöglich. Der Fazialschädel ist nur schwach verlängert, die Jochbögen sind verbreitert, eine Incisura infraorbitalis fehlt. *Tetraconodon* und *Sivachœrus* lassen sich nach COLBERT (1935) beide von jungmiozänen bzw. altpliozänen *Conohyus*-Formen ableiten. Bei *Tetraconodon* war allerdings die Evolutionsgeschwindigkeit größer als bei *Sivachœrus*.

Ob das Entstehungszentrum der Tetraconodontinen in Asien oder Afrika gelegen ist, kann derzeit noch nicht entschieden werden. Die einstige (bekannte) Verbreitung umfaßte jedenfalls Nordafrika (*Sivachœrus*), Europa (*Conohyus*), Mittel- und Süd-asien (*Conohyus*, *Tetraconodon* und *Sivachœrus*). PILGRIM (1925) und auch TOBIEN (1936) vermuten eine Entstehung der Tetraconodontinae in Afrika und deren Einwanderung in Südasien. Wenn diese Annahme zwar auf Grund der bisherigen Fossildokumentation nicht auszuschließen ist, so erscheint doch die umgekehrte Ausbreitung wahrscheinlicher. Eine endgültige Entscheidung ist erst von weiteren Fossilfunden aus dem Mio-Pliozän Ostafrikas zu erwarten.

Die Tetraconodontinen starben im Pleistozän (Pinjor) mit den Großformen *Tetraconodon magnus* und *Sivachœrus giganteus* aus.

Die Suinae, die gegenwärtig durch *Potamochoerus*, *Hylochoerus* und *Sus* vertreten werden, erscheinen erstmalig im jüngeren Miozän. Die wichtigsten Evolutionstendenzen wurden bereits auf Seite 327 erwähnt. Nach der unterschiedlichen Merkmalskombination lassen sich die Potamochoerini, Hippohyini und Suini unterscheiden.

Die auf das Plio-Pleistozän Asiens beschränkten Hippohyini zeigen neben ursprünglichen Merkmalen (z. B. geringe Körpergröße, kaum verlängerter Fazialschädel, schwache Alveolarcristae, starke Sagittalcrista) Spezialisationserscheinungen (z. B. kräftige Hypsodontie und kompliziertes Schmelzfaltenmuster der Molaren, Stellung der Mandibular-Incisiven, stark verbreiterte Jochbögen), die sie als eigenen Zweig auswei-

sen. Mit *Sivabyus* (? = *Hyosus*; nach COLBERT [1935] wahrscheinlich kongenerisch mit *Sivabyus*) und *Hippobyus* sind zwei parallele Linien zu unterscheiden, von denen die letztere erst im Pleistozän ausstirbt. Die Hypsodontie führt jedoch nicht wie bei den Phacochoerinen zur Säulenzähigkeit und ist auch mit keiner zusätzlichen Verlängerung der  $M_3^3$  verbunden. Nach LYDEKKER steht die Hypsodontie und die Steilstellung der Incisiven mit dem „peculiar grazing habit“ in Korrelation.

Innerhalb der Potamochoerini lassen sich gleichfalls mehrere parallele Linien unterscheiden, deren Fossildokumentation allerdings noch zu wünschen übrig läßt. Wie bereits COLBERT (1935) mit Recht darauf verweist, bilden die *Potamochoerus*- und die *Sus*-Gruppe zwei parallele Stämme, deren Trennung erst im Miozän erfolgte. Die von PILGRIM (1926) angenommene Aufspaltung im Eozän beruht auf einer Überbewertung der  $P_4$ -Struktur. *Potamochoerus* verhält sich im Backengebiß — abgesehen von der Reduktion der  $P_1^1$  — etwas ursprünglicher als *Sus*, auch die Fazialschädelverlängerung wird von *Sus*-Arten übertroffen. Dafür kommt es zur Verbreiterung der Jochbögen und zur Vergrößerung der Alveolarcristae. Mit PILGRIM und COLBERT kann jedoch *Potamochoerus* von *Propotamochoerus* aus dem südasiatischen Jungtertiär abgeleitet werden. Allerdings existierten bereits im Jungtertiär mehrere Linien, wie etwa *Postpotamochoerus* aus dem Pliozän (THENIUS 1950), *Celebochoerus* und *Propotamochoerus* selbst aus dem Pleistozän dokumentieren (HOOIJER 1954). „*Nyanzachoerus*“ *kanamensis* aus dem Villafranchium Ost-Afrikas ist nach ARAMBOURG (1969) ein Angehöriger der *Propotamochoerus*-Linie, die mit dieser Form nach ihrer im Pliozän erfolgten Einwanderung in Afrika endgültig ausgestorben sein dürfte.

Außer diesen Linien sind auch noch *Potamochoeroides*, *Mesochoerus* (= *Omochoerus*) und *Hylochoerus* zu nennen. Während bei *Potamochoeroides* aus dem Pleistozän Südafrikas (EWER 1958 a) der Schädel eine Hebung des Kiefergelenkes erkennen läßt, ist bei *Mesochoerus* aus dem afrikanischen Plio-Pleistozän ein „trend“ zur Verlängerung der  $M_3^3$  durch zusätzliche Höcker und zur Hypsodontie sowie zur Reduktion der Prämolaren vorhanden. Wie jedoch ARAMBOURG (1948) hervorhebt, ist *Omochoerus* (= *Mesochoerus*) ein spezialisierter Potamochoerine und kein primitiver Phacochoerine. Dies gilt auch für *Hylochoerus meinertzhageni*, das zentralafrikanische Riesenwaldschwein, das wiederum durch eine andere Merkmalskombination gekennzeichnet ist.

Wie bereits ARAMBOURG (1948) feststellt, dürfte *Sus phacochoeroides* aus dem Alt-Pliozän Algeriens (THOMAS 1884) zu *Omochoerus* (= *Mesochoerus*) gehören. Dadurch ist diese Linie auch im Pliozän dokumentiert.

*Hylochoerus* ist keine Übergangsform zu *Phacochoerus*. Wie EWER (1958) gezeigt hat, sind gewisse Ähnlichkeiten im Schädelbau und im Vordergebiß (Reduktion von Incisiven und Prämolaren, Vergrößerung der C sup.) nur Parallelbildungen. So zeigen die funktionell lophodonten Molaren weder den „trend“ zur Verlängerung noch zur Hypsodontie. *Hylochoerus* ist ein Weichpflanzenfresser mit rein vertikalen, quetschenden Kieferbewegungen, *Phacochoerus* dagegen mehr Gras- und Wurzelfresser mit seitlichen und kaudalen Kieferbewegungen. Bei *Hylochoerus* ist keinerlei Anzeichen einer Erhöhung des Kiefergelenkes vorhanden. Die Verlängerung des Fazialschädels, die Verlagerung der Orbitae und die breite Stirnfläche sind nur Parallelentwicklungen, wie auch sonstige Unterschiede beider Gattungen erkennen lassen. *Hylochoerus* war im Pleistozän weiter verbreitet als gegenwärtig (LEAKEY 1965), wenn auch einzelne „*Hylochoerus*“-Arten (z. B. *H. grabhami* = *Omochoerus*, *H. euilus* = *Notochoerus*; siehe ARAMBOURG 1943) zu anderen Gattungen gehören. Die pleistozänen Formen sind — wie fast allgemein — robuster als die rezenten (LEAKEY 1958).

Die Potamochoerini sind gegenwärtig auf Afrika und Madagaskar beschränkt. Madagaskar wurde zweifellos erst im Pleistozän erreicht. Wenn auch die Fossildoku-



mentation eher für einen Ursprung in Südasien spricht, ist doch die afrikanische Entstehung nicht auszuschließen, wie dies auch für andere paläotropische Elemente gilt.

Bei der zu *Sus* führenden Linie bleibt das Gebiß vollständig, die Molaren zeigen jedoch die Tendenz zur Verlängerung, die Prämolaren zur leichten Hochkronigkeit und zur schneidenden Differenzierung. Der Fazialschädel wird stark verlängert, der verrucose C inf. wird vom scrofischen abgelöst, so daß *S. verrucosus* sich nach dem Schädel und Gebiß primitiver verhält als *S. scrofa*. Demgegenüber ist nach der Entwicklung der Gesichtswarzen *Sus verrucosus* eindeutig spezialisierter.

Die Gattung *Sus* wird durch COLBERT (1935) und HÜNERMANN (1968) von *Dicoryphochoerus* abgeleitet. Nach PILGRIM (1926) bildet *Dicoryphochoerus* jedoch einen eigenen Stamm mit mehreren Linien. Da jedoch, wie AZZAROLI (1954) mit Recht betont, die Zugehörigkeit zahlreicher auf *Dicoryphochoerus* bezogener Arten keineswegs sicher ist, sondern dies nur für die Typusart (*Sus titan*) gilt, ist *Dicoryphochoerus* auf jeden Fall als Endform eines eigenen Stammes anzusehen, die sich von den gleichaltrigen *Sus*-Formen deutlich unterscheidet. Damit ist allerdings eine gemeinsame Wurzelgruppe nicht ausgeschlossen. Daß *Dicoryphochoerus* nicht die Stammform von *Microstonyx* bildet, wurde bereits oben ausführlich begründet.

Arten der Gattung *Sus* sind erstmalig aus dem Pliozän nachgewiesen. Von *Sus minor* aus dem Pliozän läßt sich die phylogenetische Entwicklung über *Sus strozzi* aus dem Ältest-Pleistozän (Jung-Villafranchium) zu *Sus verrucosus* bzw. *Sus scrofa* verfolgen. Zahlreiche einst als eigene Arten bewertete rezente *Sus*-Formen sind, wie KELM (1939) gezeigt hat, nur Unterarten von *Sus scrofa*, die von Westeuropa bis nach Ostasien verbreitet sind. Damit sind auch die Hausschweine domestizierte Formen einer einzigen Wildart (*Sus scrofa* einschließlich *S. vittatus*, *S. cristatus* usw.) (HERRE 1958). *Sus scrofa* selbst erscheint erstmals im Altquartär mit *S. scrofa priscus* (HÜNERMANN 1969). Aus dem Pleistozän (Pinjor) Südasiens sind mit *Sus falconeri* Großformen bekannt geworden, die durch die verlängerten Molaren, die Lage der Orbitae (hinter M<sup>3</sup>) und das etwas erhobene Kiefergelenk Ähnlichkeiten mit *Phacochoerus* besitzen, die COLBERT (1935) auf direkte verwandtschaftliche Beziehungen zurückführt. Das geringe geologische Alter und gleichaltrige *Phacochoerinen* aus Afrika zeigen, daß die Ähnlichkeiten nur Parallelerscheinungen sind. Gegenwärtig ist *Sus* mit drei bzw. vier Arten vertreten (*Sus scrofa*, *S. verrucosus* und *S. barbatus* sowie *S. „salvania“*<sup>5</sup>).

Die Entstehung des *Sus*-Stammes ist zweifellos in Eurasien erfolgt. Nordafrika wurde erst im jüngeren Pleistozän erreicht (*Sus barbarus*). Arten der Gattung *Sus* sind als Wildformen nicht südlich der Sahara gelangt<sup>6</sup>. Erst durch den Menschen ist *Sus* sowohl nach Afrika südlich der Sahara (*Sus scrofa senaarensis*) als auch nach Neuguinea gelangt.

Die *Phacochoerinae* sind die höchstspezialisierten Suiden. Trotz zahlreicher Fossilfunde ist ihre Herkunft noch nicht endgültig geklärt, da die vermeintlichen Stammformen (*Sus falconeri* bzw. der *Hylochoerus*-Stamm) sich als Parallelzweige erwiesen haben. Immerhin ist durch die bisherigen Fossilfunde dokumentiert, daß die *Phacochoerinen* auf dem afrikanischen Kontinent entstanden sind und praktisch kaum die Grenzen dieses Kontinentes überschritten haben. So war *Phacochoerus* im Pleistozän bis nach Nordafrika (*Ph. „mauritanicus“*; POMEL 1896) und bis Palästina verbreitet (*Ph. garrodae*; BATE 1934).

<sup>5</sup> Wie HERRE (1962) gezeigt hat, ist das rezente Zwergschwein („*Porcula*“ *salvania*) kein Vertreter einer eigenen Gattung, sondern nur eine Zwergform von *Sus*. Dadurch sind auch die von PILGRIM (1926) angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen zur *Hyosus-Sivahyus*-Gruppe hinfällig.

<sup>6</sup> Wie bereits ARAMBOURG (1943: 473, 1948) vermutet, ist *Sus limnetes* aus dem Pleistozän von Kaiso (HOPWOOD 1926) kein Angehöriger von *Sus*, sondern von *Potamochoerus* (= *Koiropotamus*; vgl. HOPWOOD & HOLLYFIELD 1954).

Relation von Gehirn- zu Gesichtsschädel<sup>1</sup>

Gattung (Art)	geol. Alter	„Hirn“- : Fazial- schädel	Werte nach
<i>Palaeochoerus</i>	Oligo-Miozän	100 : 80—90	FILHOL 1890
<i>Tayassu</i>	Holozän	100 : 105—130	Original
<i>Conohyus</i>	Miozän	100 : 110	COLBERT 1935
<i>Hippohyus</i>	Pliozän	100 : 110	PILGRIM 1926
<i>Dicoryphochoerus</i>	Pliozän	100 : 115—120	LYDEKKER 1884
<i>Hyotherium (palaeochoerus)</i>	Pliozän	100 : 128	Original
<i>Chleuastochoerus</i>	Pliozän	100 : 130	PEARSON 1928
<i>Babyrousa</i>	Holozän	100 : 130—145	Original
<i>Sus (minor)</i>	Pliozän	100 : 140	AZZAROLI 1954
<i>Microstonyx (antiquus)</i>	Pliozän	100 : 145	Original
<i>Bunolistriodon</i>	Miozän	100 : ca. 165	Arambourg 1963
<i>Sus (scrofa-barbatus)</i>	Holozän	100 : 165—195	Original
<i>Potamochoerus</i>	Holozän	100 : 180—185	Original
<i>Sus (strozzi)</i>	Pleistozän	100 : 190	AZZAROLI 1954
<i>Hylochoerus</i>	Holozän	100 : 200—210	BOUET u. NEUVILLE 1931
<i>Microstonyx (major)</i>	Pliozän	100 : 200—220	PAVLOW 1913
<i>Phacochoerus</i>	Holozän	100 : 220—230	Original

<sup>1</sup> Als Grenze zwischen Fazial- und „Hirn“-schädel ist der Vorderrand der Orbitae angenommen. Der „Hirn“-schädel ist auf gleiche Länge gebracht. Sämtliche Werte beruhen auf Schädeln adulter Individuen.

Die Häufigkeit von Phacochoerinen im Ältestpleistozän Afrikas und das Fehlen von Stammformen in Eurasien spricht für die Entstehung der Warzenschweine in Afrika. Eine endgültige Lösung ist von innerafrikanischen Pliozän-Funden zu erwarten.

Die zahllosen fossilen „Arten“ und auch „Gattungen“ beruhen vielfach auf Kieferfragmenten oder gar isolierten Zähnen und stellen meist nur verschiedene Abkautungsstadien einer oder weniger Arten dar. Das Fehlen vollständiger Schädel und die stark unterschiedlichen Abkautungsstadien der beim erwachsenen Tier praktisch allein in Funktion befindlichen hypsodonten  $M \frac{1}{3}$  erschweren die taxonomische und phylogenetische Beurteilung der Fossilreste sehr.

Die Wurzelgruppe der Phacochoerinen ist zweifellos im Jungtertiär zu suchen, ist doch im Ältestquartär neben der Hauptlinie mit *Metridiochoerus* (= ? „*Tapinochoerus*“ = „*Kolpochoerus*“ = „*Pronotochoerus*“), die zu *Phacochoerus* führt, mit *Notochoerus* (= „*Gerontochoerus*“) ein weiterer Stamm nachgewiesen, der mit Großformen noch im Pleistozän ausstirbt. *Notochoerus* ist durch die stärkere Reduktion des Vordergebisses und die überaus breite Stirnfläche, die sogar jene von *Hylochoerus* übertrifft und an die von *Microstonyx major* erinnert, höher spezialisiert als *Phacochoerus*. Demgegenüber repräsentiert *Metridiochoerus* durch die nur schwach hypsodonten Molaren ein primitiveres Stadium, bei bereits typischer Reduktion des Vordergebisses. Verschiedentlich gilt „*Tapinochoerus*“ als Stammform von *Phacochoerus africanus* (COOKE 1949), doch gehört nach EWER (1956) *Phacochoerus (Potamochoerops) antiquus* aus dem Altquartär Südafrikas auf Grund der Schädelstruktur eher in die Aszendenz von *Phacochoerus*.

Die Warzenschweine sind gegenwärtig richtige Savannenbewohner, die sich durch ihr Gebiß als Grasfresser ausweisen. Bemerkenswert ist, daß es im Extremitätenbau zu keinen Umbildungen gekommen ist. Abgesehen von der exzessiven Entwicklung der Maxillarcanninen, der Verlängerung des Fazialschädels und der Ausbildung von „Säulenzähnen“ (columnar teeth) sind die Gesichtswarzen besonders kräftig und die Augen nicht nur stark nach hinten, sondern auch nach oben verschoben. Da die knöchernen

Umrandung der Orbitae im Gegensatz zu den übrigen Suiden direkt teleskopartig ausgebildet ist, dürfte die Verlagerung der Augen nicht nur mit dem Wühlen, sondern auch — entsprechend der normalen Kopfhaltung — mit den besseren Sichtverhältnissen in Zusammenhang stehen. Jedenfalls ist den Suiden mit den Warzenschweinen die „Eroberung“ von Savannenlandschaften endgültig geglückt.

*Danksagung:* Frau Dr. M. MOTTI, Kustos am Museum für Geologie, Bergbau und Technik in Graz bin ich für leihweise Überlassung des Schädels von *Hyotherium palaeochoerus* zu Vergleichsstudien, Herrn Prof. Dr. M. RÖHRS, Zoologisches Institut, Hannover, für die Einsichtnahme in die Korrektur der noch unveröffentlichten Arbeit von D. KRUSKA über die Evolution des Gehirns der Suina zu Dank verpflichtet. Beiden Genannten sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

### Zusammenfassung

Ein Überblick über die Evolution und die Verbreitungsgeschichte zeigt die Plastizität dieser Paarhufergruppe sowohl in morphologisch-anatomischer als auch ethologischer und ökologischer Hinsicht.

Ein Vergleich der ethologischen Evolution (innerartliche Kampfweisen, Kopfzeichnung, Ausbildung von Imponierorganen) mit der Schädel- und Gebißevolution läßt den Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung erkennen. Auf Grund von Fossilfunden werden insgesamt sechs Stämme (Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae und Phacochoerinae) mit zahlreichen Linien unterschieden.

Unter den rezenten Suiden stehen die Hirscheber (*Babyrousa*) völlig isoliert, *Hylochoerus* ist ein spezialisierter Angehöriger der Potamochoerini innerhalb der Suinae und keine Übergangsform zu *Phacochoerus*, welche die spezialisierteste rezente Suidengattung repräsentiert.

Erstmals im Mittel-Oligozän durch primitive Formen (*Palaeochoerus*) nachgewiesen, erscheinen mit *Bunolistriodon* bereits im Alt-Miozän hochspezialisierte Suiden mit stark verlängertem Fazialschädel und knöchernen Schädelfortsätzen. Bei den Tetraconodontinae kommt es zur Vergrößerung von Prämolaren und zur Ausbildung von Riesenformen. Die Hyotheriinae sterben mit dem hochspezialisierten *Microstonyx major* im Pliozän aus, der im Schädelbau Parallelen zu *Phacochoerus* erkennen läßt, jedoch sein brachyodontes Backengebiß behält.

Innerhalb der Suinae kommt es unter den Potamochoerini im Plio-Pleistozän zur beginnenden Hypsodontie der Molaren (*Mesochoerus*), für die Hippohyini (*Hyosus* und *Hippohyus*) ist das komplizierte Schmelzfaltenmuster der Molaren bei primitivem Schädelbau typisch und bei den Suini ist das vollständige, brachyodonte Gebiß mit einem spezialisierten Schädelbau (Verlängerung des Fazialschädels, Verschiebung der Orbita, Tendenz zur Erhöhung des Kiefergelenkes) gekoppelt.

Die Suiden sind in Eurasien entstanden. Eine primäre Radiation erfolgte im Oligozän, die zur Entstehung der Listriodontinae, Tetraconodontinae und Babyrousinae führte. Auf weitere Radiationen im Jungtertiär gehen die Fluß- und Waldschweine (Potamochoerini), die Wildschweine (Suini) und die Hippohyini sowie die Warzenschweine (Phacochoerinae) zurück.

Für die Listriodonten und Phacochoerinen ist die afrikanische, für die Tetraconodontinen, Babyrousinae und die *Hippohyus*-*Sus*-Gruppe die asiatische Entstehung anzunehmen, während die Herkunft der Potamochoerini (Südasien oder Afrika) diskutiert wird.

### Summary

#### *The evolution and the biogeography of the pigs (Suidae, Artiodactyla, Mamm.)*

A comparison between the evolution of skull, dentition and the behaviour (p. e. intraspecific fighting, cephalisation of display organs) point out the mosaic-modus of phylogenetical evolution. This mosaic-modus depends on the  $\pm$  close correlation of the examined morphological organs to the environment, but the behaviour and its corresponding equivalents of habitus are in connection with the social life (territorial or non-territorial). Especially remarkable are the horns of the head of *Bunolistriodon* (= „*Kubanochoerus*“; Listriodontinae), a Late Tertiary suid.

About the recent and fossil Suidae six subfamilies (Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae and Phacochoerinae) are distinguished. The structural ancestral group are the Hyotheriinae with *Palaeochoerus* in the Oligocene, which may be considered as close to the stem form for all the Suidae.

A primary adaptive radiation occurred in the Oligocene (Listriodontinae, Tetraconodontinae and Babyrousiniae) out of secondary radiations in the Late Tertiary resulted the origin and the abundance of forms of the Suinae (with Potamochoerini, Hippophyini and Suini) and of the Phacochoerinae.

Under the recent Suidae, *Babyrousa babirussa* is the most primitive, *Phacochoerus aethiopicus* the most specialized.

### Literatur

- ARAMBOURG, C. (1933): Mammifères miocènes du Turkana. Ann. Paléont. **22**, 123—146, Paris.
- (1943): Observations sur les suidés fossiles du Pléistocène d'Afrique. Bull. Mus. Hist. Natur. (2) **15**, 471—476, Paris.
- (1948): Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo II. Paléontologie. Mission scient. de l'Omo 1932—1933. **1**, Fasc. 3, 231—562, Paris.
- (1961): Note préliminaire sur quelques vertébrés nouveaux du Burdigalien de Libye. C. R. Soc. géol. France, 1961, 107—108, Paris.
- (1963): Le genre *Bunolistriodon* Arambourg 1933. Bull. Soc. géol. France (7) **5**, 903—911, Paris.
- (1969): Un suidé fossile nouveau du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. géol. France (7) **10**, 110—115, Paris.
- AZZAROLI, A. (1954): Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di *Sus minor*. Palaeontographia Italica **48**, 41—76, Pisa.
- BATE, D. M. A. (1934): A fossil wart-hog from Palestine. Ann. Magaz. Natur. Hist. (10) **13**, 120—129, London.
- BÖKER, H. (1937): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere II. Biologische Anatomie der Ernährung. — XI + 258, Jena (G. Fischer).
- COLBERT, E. H. (1935): The phylogeny of the Indian Suidae and the origin of the Hippopotamidae. Amer. Mus. Novit. **799**, 1—24, New York.
- COOKE, H. B. S. (1949): The fossil Suina of South Africa. Trans. Roy. Soc. S-Afr. **32**, 1—44, Cape Town.
- DEHM, R. (1934): *Listriodon* im südbayerischen Flinz (Obermiozän). Cbl. Miner. B, 513—528, Stuttgart.
- EWER, R. F. (1956): The fossil suids of the Transvaal caves. Proc. Zool. Soc. London **127**, 527 to 544, London.
- (1958): Adaptive features in the skulls of African Suidae. Proc. Zool. Soc. **131**, 135—155, London.
- (1958 a): The fossil suidae of Makapansgat. Proc. Zool. Soc. Lond. **130**, 329—372, London.
- FRÄDRICH, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Wasserschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. Z. Tierpsychol. **22**, 328 bis 393, Berlin.
- (1968): Schweine und Pekaris. — Grzimeks Tierleben **13**, 82—116, München (Kindler).
- FRECHKOP, S. (1955): Ordre des Paraxoniens ou Artiodactyles (Paraxonia MARSH, 1884. — Artiodactyla OWEN, 1898). Traité de Zool. **17**, Fasc. 1, 501—667, Paris (Masson et Cie.).
- GABUNIA, L. K. (1960): Kubanochoerinae, nouvelle sous-famille de porcs du Miocène moyen du Caucase. Vertebrata Palasiatica **4**, 87—98, Peking.
- GEIST, V. (1966): The evolution of horn-like organs. Behaviour **27**, 175—214.
- GERVAIS, P. (1848—1852): Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés). Text u. Tafeln — Paris (A. Bertrand).
- HALTENORTH, TH. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere 18. Artiodactyla. Handb. d. Zool. **8**, 1, 18, 1—167, Berlin (W. de Gruyter).
- HERRE, W. (1938): Zum Wandel des Rassebildes der Haustiere. Studien am Schädel des Berkshire-schweines. Kühn-Archiv **50** (Fest-Schr.), 203—228, Berlin.
- (1958): Abstammung und Domestikation der Haustiere. Handb. Tierzüchtg. **1**, 1—58, Berlin-Hamburg (Parey).
- (1962): Ist *Sus* (*Porcula*) *salvanicus* Hodgson, 1847 eine Stammart vom Hausschwein? Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **76**, 265—281, Hamburg.
- HILZHEIMER, M., und HECK, L. (1925): Die Säugetiere 4. Paarhufer. Brehms Tierleben **13**, 1 bis 379, Leipzig (Bibliogr. Inst.).
- HOEPEN, E. C. N. VAN (1932): Vrystaate Wilde Varke. Palaeont. Navorsing **2**, Heft 4 (Nasion. Mus. Bloemfontein). 39—62, Bloemfontein.
- HOOIJER, D. A. (1954): Pleistocene vertebrates from Celebes VIII. Dentition and skeleton of *Celebochoerus hoekeereni* Hooijer. Zool. Verh. **24**, 1—46, Leiden.
- HOPWOOD, A. T. (1926): Fossil Mammalia. — In: The Geology and Paleontology of the Kaiso Bone Beds. Occ. Papers Geol. Surv. Uganda Protect. **2**, 13—36, London.

- HOPWOOD, A. T. and HOLLYFIELD (1954): An annotated bibliography of the fossil mammals of Africa (1742—1950). Fossil Mammals of Africa **8**, 1—194, London (Brit. Mus.).
- HÜNERMANN, K. A. (1968): Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän-Pont) Rhein Hessens (Südwestdeutschland). Schweizer. Paläont. Abh. **86**, 1 bis 96, Basel.
- (1969): Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen. Eclogae geol. Helv. **62**, 715—730, Basel.
- (1969a): *Sus scrofa priscus* Goldfuß im Pleistozän von Süßenborn bei Weimar. Paläont. Abh. A, **3**, 3/4, 611—616, Berlin.
- HUSSAIN, S. T. (1969): Revision of *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from the Siwalik Hills of Pakistan and India. Proefschrift, 1—126, Utrecht.
- KELM, H. (1938): Die postembryonale Schädelentwicklung des Wild- und Berkshire-Schweines. Z. Anat. und Entw.gesch. **108**, 499—559, Berlin.
- (1939): Zur Systematik der Wildschweine. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **43**, 362—369, Berlin.
- KOOPMAN, K. F. (1967): Artiodactyls. In: Anderson, S. & J. Knox Jones (eds.): Recent mammals of the World, 385—406, New York (The Ronald Press Comp.).
- KRUSKA, D. (1970): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla OWEN, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina GRAY, 1868. Z. Säugetierkunde **35**, 214—238.
- LAMBERTIN, N. (1939): Schädel des deutschen Edelschweines und veredelten Landschweines. Z. Anat. **109**, 693—789.
- LEAKEY, L. S. B. (1958): Some East African Pleistocene Suidae. Fossil mammals of Africa **14**, 1—133, London (Brit. Mus. N. H.).
- (1965): Olduvai gorge 1951—1961. I. A preliminary report on the geology and fauna. XIV + 118 Cambridge (Univ. Press).
- LYDEKKER, R. (1884): Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. II. Siwalik and Narbada bunodont Suina. Palaeont. Indica (10), **3**, 35—104, Calcutta.
- MATTHEW, W. D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **56**, 437—560, New York.
- MOHR, E. (1960): Wilde Schweine. Die Neue Brehm-Bücherei **247**, 1—156, Wittenberg.
- MOTTL, M. (1966): Ein vollständiger *Hyotherium palaeochoerus*-Schädel aus dem Altpliozän (Pannon) Südost-Österreichs. Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik **28**, 73—101, Graz.
- NATHUSIUS, H. v. (1864): Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Hausthiere, zunächst am Schweineschädel. XI + 186 + Atlas 1—24, Tf. I—VI, Berlin (Wiegand & Hempel).
- NIKOLOV, I., und THENIUS, E. (1967): *Schizochocerus* (Suidae, Mammalia) aus dem Pliozän von Bulgarien. Ann. Naturhist. Mus. **71**, 329—340, Wien.
- PEARSON, H. S. (1928): Chinese fossil suidae. Palaeont. Sinica C, **5**, **5**, 1—75, Peking.
- PILGRIM, G. E. (1925): The migration of Indian mammals. Proc. 12. Indian Sci. Congr. Sect. Geol., **200**—218.
- (1926): The fossil suidae of India. Palaeont. Indica n. s. **8**, No. 4, 1—65, Calcutta.
- POMEL, A. (1896): Les suilliens, Porciens. Carte géol. Algérie Paléont., Monogr., 1—39, Alger.
- PORTMANN, A. (1959): Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. 2. Aufl., 1—337, Basel (Schwabe).
- (1960): Die Tiergestalt. Studien über die Bedeutung der tierischen Erscheinung. 2. Aufl., 1—274 Basel (Reinhardt AG.).
- RUSCONI, C. (1929): Anatomia craneodental de los Tayassuinos vivientes (Pecaries). Anal. Cient. Argent. **107**, 66—138.
- (1931): Las especies fósiles Argentinas de pecaries ("Tayassuidae") y sus relaciones con las del Brasil y Norte America. Anal. Mus. Nacion. Hist. natur. „Bernardino Rivadavia“ **36**, 121—241.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**, XVI + 350, New York.
- STEHLIN, H. G. (1899/1900): Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. Schweiz. Pal. Ges. **26/27**, 1—527, Zürich.
- TAYLOR, K. M., HUNGERFORD, D. A., und SNYDER, R. L. (1969): Artiodactyl mammals: Their Chromosome cytology in relation to Patterns of Evolution. In: Benirschke, K. (ed.): Comparative Mammalian cytogenetics. 346—356, New York. (Springer).
- THENIUS, E. (1950): *Postpotamochoerus* nov. subgen. *hyotherioides* aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren. Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I, **159**, 25—36, Wien.
- (im Druck): *Microstonyx antiquus* aus dem Alt-Pliozän Mittel-Europas. Zur Taxonomie und Evolution der Suidae (Mammalia). Ann. Naturhist. Mus. Wien.
- (im Druck): Zum Problem der Airohynchie des Säugetierschädels. Ein Deutungsversuch. Zool. Anz. Leipzig.
- THOMAS, PH. (1884): Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations deau douce de l'Algérie. Mém. Soc. géol. France (3) **3**, 1—51, Paris.

- TOBIEN, H. (1936): Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 7. Artiodactyla: A. Bunodontia: Suidae. Z. dtsh. geol. Ges. **88**, 41—53, Berlin.
- TROFIMOV, B. A. (1949): Der älteste Vertreter der Urschweine in Asien. C. R. Acad. Sci., URSS **67**, 145—148, Moskau (russ.).
- (1954): Fossile Schweine der Gattung *Microstonyx*. Dokl. Akad. Nauk USSR, Trudy Paläont. Inst. **47**, 61—99, Moskau (russ.).
- VIRET, J. (1961): Artiodactyla. In: Viret, J. (ed.): *Traité de Paléontologie 6/1*, 887—1084, Paris.
- WOODBURNE, M. O. (1968): The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary and its bearing on classification. Mem. S. Calif. Acad. Sci. **7**, 1—48.
- (1969): Systematics, biogeography, and evolution of *Cynorca* and *Dyseobhyus* (Tayassuidae). Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **141**, 271—356, New York.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. E. THENIUS, Paläontologisches Institut der Universität Wien, A — 1010 Wien I, Universitätsstraße 7

## Beiträge zur Kenntnis der Pelea (*Pelea capreolus*, Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen anderen Bovinae (*Redunca fulvorufula*, *Gazella thomsoni*, *Antidorcas marsupialis*)

Von HENRIETTE OBOUSSIER

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg

Eingang des Ms. 31. 3. 1970

Die Pelea oder Vaal Ribbock (*Pelea capreolus* Forster, 1790) genannte Antilope nimmt unter den afrikanischen Formen eine Sonderstellung ein, die so ausgeprägt ist, daß eine phylogenetische Eingliederung schwer erscheint. Es ist daher nicht überraschend, daß bei einer Unterteilung der Bovinae in Subfamilien ALLAN sie zu den

Reduncinae, SIMPSON zu den Hippotraginae und HALTENORTH zu den Antilopinae rechnet. Alle jedoch betonen „gewisse Beziehungen“ zu *Redunca* und stellen sie als Gattung oder eigene Tribus (Peleini SOKOLEV, 1953) neben die Reduncini.

Die Sonderstellung findet vielleicht auch schon Ausdruck in der für afrikanische Formen geringen geographischen Verbreitung (s. Karte). Die Pelea bevorzugt mit lichtem Wald-Buschwerk bestandene Gebiete mit Graswuchs und Felsbrocken und stimmt darin weit-

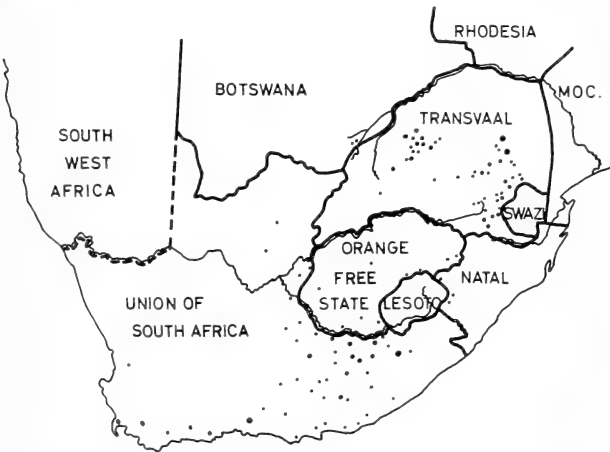


Abb. 1. Die heutige Verbreitung von *Pelea capreolus* nach Angaben von R. C. BIGALKE et al., C. A. VAN EE, W. K. KETTLITZ, R. KNOBEL und mündlichen Angaben des Department of Nature Conservation für Natal (Pietermaritzburg) und Kapprovinz (Kapstadt) sowie von Prof. Dr. D. STARCK (Frankfurt)

Tabella 1  
Maße und Gewichte

Art	Fundort	Alter	Körpergewicht kg	Kopf-/Rumpf- Länge cm	Schwanz cm	Ohrlänge cm	Hinterfuß cm	Schulterhöhe cm	Brustumfang cm	Halsumfang cm	
<i>Pelea capreolus</i>	Giants Castle, S. A.	1. 5. 67 1-1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> J.	21.5	108	17	17	36	74	67	21	P <sub>3</sub> gewechselt, aber nicht in usur.
<i>Pelea capreolus</i>	Giants Castle, S. A.	1. 5. 67 >4-5 J.	24	115	15	20	36	73	65	—	
<i>Pelea capreolus</i> STARCK	Die Hoop/Cape Prov.	19. 9. 66 —	21	103	14	20	43	—	—	—	
<i>Redunca fulvorufula</i>	Giants Castle, S. A.	3. 5. 67 >4 Jahre	35	118	18	16	32	81.5	82	39	Kieferbruch verheilte
<i>Redunca fulvorufula</i>	Giants Castle, S. A.	3. 5. 67 >4 Jahre	33.5	118	22	17	36	78	75	37	
<i>Gazella thomsoni</i>	Kirawira/Serengeti, Tansania	13. 8. 65 >4 Jahre	23.5	101	20	11	32	64	62	—	M <sub>3</sub> im Durchbruch
<i>Gazella thomsoni</i>	Lolikesale/Arusha, Tansania	23. 9. 63 >2 Jahre	21	101	24	12	33	—	—	—	
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Die Hoop/Cape Prov.	14. 6. 67 sehr alt	30.2	121	28	18	39.5	78	68	—	Durchbruch abgemagert
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Capolopoppo, S. Angola	17. 6. 59 2 Jahre	37	122	26	21	44	—	—	—	
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Kiaratal/S. W. Afrika	7. 7. 67 3 Jahre	46	136	29	18.5	44	89	81	—	
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Kiaratal/S. W. Afrika	6. 7. 67 3 Jahre	44	127	33.5	21	45	86	77	—	

Alle Maße und Gewichte am frischtoten Tier.

Tabelle 2  
Skeletmaße in cm

Tiere	Wirbelsäule						Vorderextremität					Hinterextremität						
	Wirbelsäule <sup>1</sup>	Hals 6 Wirbel	Brust 13 Wirbel	Lende 6 Wirbel	Sacrum 4 Wirbel	Schwanz	M <sup>*</sup> V E	Humerus	Radius	Metacarpus	1. Phalange	M <sup>*</sup> H E	Femur	Tibia	Metatarsus	Phalange		
<i>Pelea</i>	♂	237	74,5	24,8	26,5	16,2	7,0	19,0	53,1	14,8	16,8	17,7	3,8	64,6	18,4	23,8	18,3	4,1
<i>Pelea</i>	♀	236	80,1	27,2	28,7	16,2	8,0	18,0	55,6	15,5	17,5	18,5	4,1	67,8	19,9	24,5	19,2	4,2
<i>Redunca f.</i>	♂	239	84,8	26,7	31,0	18,6	8,5	24,2	56,6	16,8	17,8	17,7	4,3	68,9	21,4	24,6	18,7	4,2
<i>Redunca f.</i>	♀	238	84,8	26,6	32,3	16,4	9,5	25,6	55,8	16,3	18,0	17,3	4,2	67,9	21,2	24,4	18,0	4,3
<i>Gazella th.</i>	♂	196	74,0	23,2	27,0	16,8	7,0	22,5	48,6	12,6	15,0	16,8	4,2	62,6	17,8	22,9	18,1	3,8
<i>Gazella th.</i>	♀	161	71,0	22,0	26,2	15,8	7,0	25	51,1	13,4	15,8	17,4	4,5	68,3	19,0	23,6	18,1	4,5
<i>Antidorcas</i>	♂	253	90,0	30,5	32,5	19,5	7,5	28,0	58,6	14,9	18,1	20,2	5,4	68,3	19,0	23,6	21,2	4,5
<i>Antidorcas</i>	♀	35	91,5	30,0	33,5	19,0	9,0	24	65,3	15,7	20,5	23,1	6,0	77,4	21,1	26,6	24,5	5,2
<i>Antidorcas</i>	♂	257	94,1	29,8	35,0	20,5	8,8	30,2	65,2	16,2	19,8	23,3	5,9	75,5	21,4	25,3	24,0	4,8
<i>Antidorcas</i>	♀	256	94,4	30,0	34,5	21,0	8,9	33,4	64,7	15,8	20,1	22,8	6,0	76,2	21,4	26,2	23,6	5,0

\* = Summe der maximalen Länge der Abschnitte, nicht Funktionslänge!

<sup>1</sup> Gemessen ventral von der Spitze des Dens epistrophei bis Sacrum einschließlich.



gehend mit dem Bergriedbock *Redunca fulvorufa* Afzelius, 1815, überein. Wir hatten die Gelegenheit, beide Formen an den Hängen der Drakensberge bei Giants Castle zu beobachten und je 2 Exemplare zu präparieren. Das Material wurde im Mai 1967 während einer Forschungsreise nach Südafrika gesammelt.<sup>1</sup>

Um trotz des geringen Materials eine Beurteilung der Form und der Proportionen zu ermöglichen, werden auch systematisch ferner stehende Arten zum Vergleich herangezogen. Leider sind dabei Größenunterschiede nicht zu vermeiden. Die Pelea steht bezüglich des Gewichts wie der Maße (s. Tab. 1) zwischen den kleinen und den mittelgroßen Formen. Auffallend ist bei dieser Art der lange, verhältnismäßig schlanke Hals und das sehr weiche, wollige Fell. Voraugendrüsen und Inguinaldrüsen fehlen, Interdigitaldrüsen sind vorhanden. Die starke Pigmentbildung der Praeputialdrüsen<sup>2</sup> führt dazu, daß bei der Abgabe von Urin dieser fast schwarz gefärbt wird. Diese „Pigmenttropfen“ geben eine deutliche Markierung im Gelände und spielen vermutlich eine Rolle im Verhalten.

Da kaum Skelettmaße im Schrifttum vorliegen, seien hier trotz des geringen Materials die Daten kurz erörtert. Bei der Betrachtung der *Maße des Skeletts* (s. Tab. 2) und der darin zum Ausdruck kommenden Proportionen zeigt *Pelea* die starke Betonung der Halswirbelsäule in Relation zur Wirbelsäulenlänge. Brust und Sacralregion sind bezüglich der relativen Länge bei *Redunca* stärker ausgebildet als bei *Pelea*, auch wenn man zum direkten Vergleich der Proportionen die Differenzen in der Halslänge unberücksichtigt läßt. Die Form des Brustkorbes (gemessen am Bandskelett) scheint bei *Redunca* etwas tonnenförmiger zu sein (maximale Höhe = Innenmaß bei 9. Rippe: *Pelea* Du. 17 cm, *Redunca* Du. 18,7 cm, Breite bei 9. Rippe: *Pelea* Du. 18 cm, *Redunca* Du. 20,8 cm), doch wirkt auch der gesamte Brustkorbbau von *Redunca* infolge der breiteren Rippen massiger. Die Ausprägung der Lendenwirbelsäule ist fast gleich.

Der Vergleich mit den anderen beiden Formen — *Gazella thomsoni* und *Antidorcas* — hebt nochmals das Überwiegen des Halsabschnittes der Wirbelsäule hervor. Der Lendenabschnitt ist bei der *Gazella thomsoni* am stärksten betont. Die relative Länge des Sacrums (4 Wirbel) ist bei *Pelea* und *Gazella thomsoni* gleich, bei *Antidorcas* geringer, bei *Redunca* größer.

Vergleiche ich die Proportionen der Extremitäten, so ist der Anteil des Humerus wie auch des Femur bei *Redunca* am stärksten, es folgen *Pelea*, *Gazella thomsoni* und *Antidorcas*. Auch im 2. Abschnitt der Vorderextremität (Radius) zeigt *Redunca* den stärksten Prozentanteil, es folgt *Pelea* vor *Gazella thomsoni* und *Antidorcas*, die beide gleiche Prozentanteile aufweisen. Bei der Hinterextremität (Tibia) sind *Pelea* und *Gazella thomsoni* relativ etwas länger als *Redunca* und *Antidorcas*. Für die distalen Abschnitte der Extremitäten wandelt sich das Bild. Hier überwiegen *Antidorcas* und *Gazella thomsoni* deutlich vor *Pelea* und *Redunca*. Ähnlich ist die Ausprägung der 1. Phalange.

Stelle ich die Ausbildung der Vorderextremität im Vergleich zur Hinterextremität, so ist die Differenz bei *Antidorcas* gering, etwas stärker bei *Pelea* und *Redunca*, jedoch erheblich bei *Gazella thomsoni*. Hier prägen wohl die Bewegungsarten der Formen sich aus. *Pelea* und *Redunca fulvorufa* als kletternde Formen beanspruchen die Vorderextremität stärker als Steppenformen, bei denen die Hinterextremität stärker betont wird. Die abweichende Proportionierung bei *Antidorcas* könnte durch die

<sup>1</sup> Die Reise wurde ermöglicht durch Stiftungen Hamburger Forschungsgremien und der Hamburger Wirtschaft. Die Teilnahme von Herrn Dr. REINMAR GRIMM, der mir bei allen Arbeiten half, wurde von der DFG ermöglicht. Unser Dank gilt auch dem Natal Parks, Game and Fish Preservation Board — Leiter Dr. R. BIGALKE — dessen Mitarbeiter uns jede Hilfe zuteil werden ließen.

<sup>2</sup> Diese werden von Herrn Prof. Dr. D. STARCK, Frankfurt, anatomisch und histologisch genau untersucht.

Fähigkeit zu erheblichen Prellsprüngen gedeutet werden.

Im Vergleich zur Wirbelsäule besitzt *Pelea* die längsten Extremitäten, *Redunca fulvorufula* wesentlich kürzere, einerlei, ob ich auf die Gesamtlänge oder nur auf die Rückenlänge der Wirbelsäule Bezug nehme, dazwischen liegen die Werte für *Antidorcas* und *Gazella thomsoni*.

Ich möchte bei diesen Angaben bezüglich aller Skelettproportionen und ihrer funktionellen Erklärung jedoch betonen, daß es sich hier nur um Andeutungen und Vermutungen handeln kann. Erst ein viel größeres Material könnte die Hinweise festigen. Hierbei ist, wie schon aus meinem Material ersichtlich, zu beachten, daß bei jüngeren Tieren die Wirbelsäule stets kürzer ist als bei älteren. Die Längenzunahme der Abschnitte ist nicht gleichförmig, sie hält offensichtlich in der vorderen Hälfte (bes. Brustregion) länger an als in der hinteren (Lende und Kreuzbein) Körperregion und scheint nicht abgeschlossen zu werden. Anders verhalten sich die Extremitäten, die zu einem viel früheren Zeitpunkt (vor oder mit Abschluß des Zahnwechsels) die Endlängen erreichen und das Wachstum einstellen. Die individuelle Variation ist dabei vorsichtig zu beurteilen. Innerhalb der von mir untersuchten *Antidorcas* hat die geographische Form (Unterart) aus der Kapprovinz auffallend kurze Extremitäten und die schwächste Betonung der distalen Ab-

Tier	größte Länge	Basilarlänge	Gaumenlänge median	Gaumenlänge lateral	größte Breite Hinterrand Orbita	Jochbogenbreite	Mastoidbreite	Höhe Basion / Lambda Naht	mediale Länge Nasalia	Maxillarlveolen, Länge	Gaumenbreite M <sub>1</sub> — M <sub>1</sub>	Hornlänge Außenrand
<i>Pelea</i> ♂	237	17.8	10.5	11.4	9.5	7.6	5.8	4.8	7.3	5.8	3.3	14.9
<i>Pelea</i> ♂	236	20.9	18.1	12.0	9.9	7.8	6.2	5.0	7.3	5.2	3.0	20.0
<i>Redunca f.</i> ♂	239	19.9	12.2	12.0	10.6	9.5	7.0	5.4	8.7	5.5	3.0	17.2
<i>Redunca f.</i> ♂	238	23.4	21.0	12.6	12.4	8.9	7.1	5.4	9.0	5.7	3.4	18.2
<i>Gazella th.</i> ♂	196	19.4	17.5	9.5	9.8	8.3	6.9	5.2	4.9	5.3	2.7	29.6
<i>Gazella th.</i> ♂	161	19.3	9.8	9.7	8.5	7.6	6.0	5.2	4.4	6.0	2.9	26.2
<i>Antidorcas</i> ♂	253	23.0	20.5	11.2	11.5	9.9	8.0	5.3	7.8	6.3 <sup>1</sup>	3.3	28.4
<i>Antidorcas</i> ♂	35	24.5	21.5	12.0	12.4	9.9	7.8	5.7	8.0	7.0	3.2	26.5
<i>Antidorcas</i> ♂	257	24.0	22.2	12.9	12.9	10.5	8.8	5.4	7.3	6.8	3.2	30.7
<i>Antidorcas</i> ♂	256	24.3	21.5	12.0	12.6	10.0	8.4	5.3	9.2	6.3 <sup>1</sup>	3.0	29.7

<sup>1</sup> P<sub>1</sub> ausgefallen.

Tabelle 3  
Schädelmaße in cm

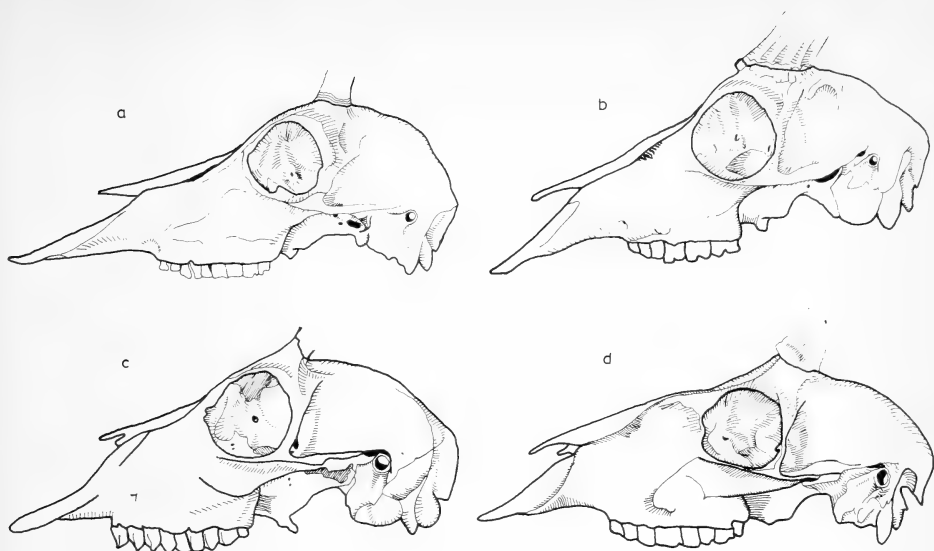


Abb. 2. Schädelprofil von a. *Pelea capreolus* ♂ 236, b. *Redunca fulvorufula* ♂ 239, c. *Gazella thomsoni* ♀ 218, d. *Ourebia ourebia* ♂ 126 (alle auf gleiche Größe gebracht)

schnitte. Ich möchte hier jedoch auf diese Problematik nicht näher eingehen, sondern nur die Körper- bzw. Skelettproportionen von *Pelea* durch diese Hinweise charakterisieren.

Erst ein sehr viel größeres Material wäre vielleicht geeignet, um neben der Beurteilung des Milieu- und Alterseinflusses die möglichen Einflüsse der phylogenetischen Herkunft festzustellen. Bevor dies nicht analysiert ist, ist der Wert des Faktors „Skelettproportionen“ für die Klärung phylogenetischer Fragen gering.

Das Bild des *Schädels* von *Pelea* (Maße s. Tab. 3) wird geprägt bei den Männchen durch die zarten geraden Hörner, die oberhalb der Orbita fast senkrecht aufsteigen und nur im basalen Abschnitt schwach geringelt sind. Der Schädel erscheint flach und ähnelt auf den ersten Blick mehr dem Zuschnitt des *Ourebia*-Schädels, der jedoch wesentlich kleiner ist, als dem der *Gazella thomsoni* oder dem von *Redunca fulvorufula* (s. Abb. 2). Die bei keiner anderen Art vorhandene Merkmalskombination: flacher Gesichtsschädel und stark aufgewölbter Hirnschädel bei zarter Gestaltung der Jochbogenregion verschafft *Pelea* eine Sonderstellung. In der Ohrregion fällt die lateral schwache Wölbung des Mastoids und des Tympanicums auf, von der nur das letzte Stück des Meatus acusticus sich steiler aufrichtet. Die Bulla (s. Abb. 3) tritt nur wenig hervor, während sie bei *Redunca fulvorufula* und *Gazella thomsoni* stark aufgewölbt ist. Nur bei *Ourebia* liegt eine gewisse Ähnlichkeit in der Ausprägung dieses Schädelteils vor. Die schwache Ausbildung des Gesichtsschädels von *Pelea* kommt auch in der Ventralansicht deutlich zum Ausdruck. Die weite Öffnung der Choanen ist auffallend. Die Bullaregion zeigt die unterschiedlichste Prägung.

Die Untersuchung des Hirns und die Ausbildung des Neocortex können vielleicht weitere Hinweise auf die Phylogenie der Gattung geben, da diese Merkmale nicht so unmittelbar von Lebensgewohnheiten beeinflusst werden wie die Skelettmerkmale und für manche Gruppen Übereinstimmungen zeigen (OBOUSSIER). Die äußere Form des *Gehirns* (Abb. 4) wurde mit Hilfe eines Hirnschädelausgusses aus Latex<sup>3</sup> kon-

<sup>3</sup> Für die Herstellung des Ausgusses danke ich Herrn LÖBSACK, Präparator am Zoologischen Institut u. Zoologischen Museum, Hamburg.

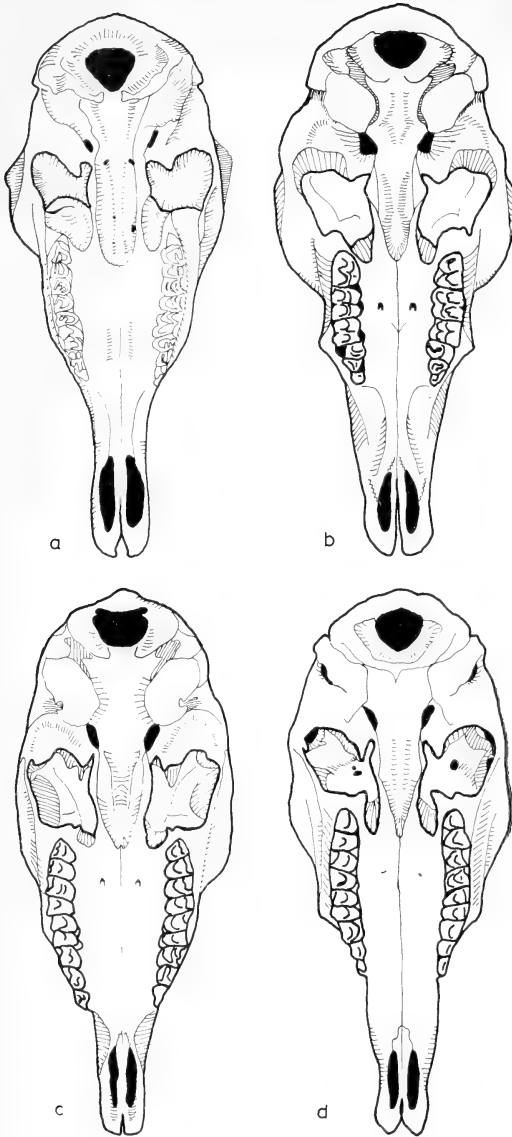


Abb. 3. Schädelbasis von a. *Pelea capreolus* ♂ 236, b. *Redunca fulvorufula* ♂ 239, c. *Gazella thomsoni* ♀ 218, d. *Ourebia ourebia* ♂ 126 (alle auf gleiche Größe gebracht)

trolliert. Das Gehirn schmiegt sich der Wandung des Cavum cranii so fest an, daß die größeren Gyri sich deutlich abzeichnen. Lediglich an der Basis ergeben sich im wesentlichen im Bereich des Nerven-Gefäßfaches um die Sella turcica größere Differenzen zwischen Hirnform und Abguß. Das Hirn der *Pelea* ist im Vergleich zu den anderen etwa gleichgroßen Formen auffallend stark gerundet, die Lobi olfactorii schieben sich fast unter den Stirnhirnbereich. So ergibt sich eine Gesamtform, die bei Vernachlässigung der Größendifferenz an die von *Alcelaphus* (OBOUSSIER 1970) erinnert. Die Maße des Abgusses sind folgende: Gesamtlänge 8,4 cm, Länge des Großhirns 7,0 cm, maximale Höhe (etwa in der Mitte der beiden Hemisphären) 4,6 cm, ohne Berücksichtigung der Hypophyse und des Nerven-Gefäßfaches.

Das Hirnfurchenbild der beiden Gehirne sei hier geschildert, da in dem Schrifttum bisher keine Angaben darüber vorliegen. Beide Hirne (s. Abb. 5) stimmen in den Grundzügen des Furchenbildes gut überein, wenn auch das ältere ♂ 236 auf den ersten Blick etwas furchenreicher erscheint. Dies dürfte jedoch auf die größere Zahl kleiner Nebenfurten und einer Tendenz zur Brückenbildung besonders in der Lateralisregion zurückzuführen sein. ♂ 237 zeigt lediglich rechts an der Grenze der F. coronalis/suprasyllvia eine Brückenbildung. Die F. cruciata erreicht die Oberfläche der Hemisphäre, setzt sich aber nur bei ♂ 236 links in die Nebenfurche (F. ansata) an der Grenze F. coronalis/suprasyllvia fort.

In der Profilansicht (s. Abb. 5) ist die Gestaltung der Sylvia-region charakteristisch. Die F. ectosylvia anterior mündet in den aufsteigenden Ast der F. sylvii ein, nachdem sie einen fast horizontalen Verlauf parallel zur F. rhinalis genommen hat. Eine F. praesylvia ist nur bei ♂ 237 ausgeprägt. Die F. obliqua ist deutlich geschwungen, bei ♂ 237 durch Brückenbildung in Teilstücke gegliedert.

In Anlehnung an die vorliegenden Furchenbilder läßt sich ein Schema entwerfen, das die typischen Merkmale verdeutlichen und die Nebenfurten weniger hervortreten

lassen soll (s. Abb. 6). Dieses Schema klingt, wenn ich es mit den für andere Arten bzw. Gattungen entworfenen Darstellung (s. OBOUSSIER 1967) vergleiche, eher an die Schemata der Antilopini als an die der Reduncini an. Die abweichende Hirnform von *Litocranius* verhindert leider den unmittelbaren Vergleich des Furchenverlaufs mit dem des gleichschweren Peleagehirns. Das Gehirn von *Gazella granti* ist furchenreicher, da es größer und schwerer ist, das von *Ourebia* ist wesentlich kleiner, das der *Gazella thomsoni* hat in der Region oberhalb der F. sylvii einige Abweichungen. Eine größere Ähnlichkeit mit dem Hirn von *Redunca fulvorufula* besteht in der Sylviaregion nicht.

Zur quantitativen Analyse des Telencephalons (Methode siehe OBOUSSIER 1970 oder RONNEFELD 1969) müssen die Hemisphären vom Hirnstamm gelöst werden. Die Medianflächen sowie der caudale Abschnitt der Hemisphären (s. Abb. 7) werden freisichtbar. Die Medianfläche zeigt, wie auch die Caudalfläche, ein klares Furchenbild, doch sind die Unterschiede in der Gestaltung innerhalb der Bovinae gering (vgl. RONNEFELD 1969). Es können daher hieraus keine Übereinstimmungstendenzen mit anderen Gattungen gefolgert werden.

Bei der Berechnung der *Oberflächengröße der Hemisphären* (Methode ELIAS et al.)

wurde nur ♂ 236 berücksichtigt (s. Tab. 4). Es ergibt sich eine Gesamtoberfläche des Cortex jeder Hemisphäre von etwa 17171 mm<sup>2</sup> (l 17268 mm<sup>2</sup>, r 17073 mm<sup>2</sup>), davon entfallen 87,4% auf den Neocortexanteil (l 87,3%, r 87,5%).

Von der *Neocortexoberfläche*, welche durchschnittlich 15000 mm<sup>2</sup> beträgt (l 15060 mm<sup>2</sup>, r 14942 mm<sup>2</sup>), liegen nur etwa 45,7% an der Oberfläche (l 6787 mm<sup>2</sup>, r 6902 mm<sup>2</sup>), der größere Anteil (54,3%) liegt in Furchen versenkt (l 8273 mm<sup>2</sup>, r 8040 mm<sup>2</sup>), d. h. die äußere Oberfläche des Neocortex verhält sich zur Gesamtneocortexoberfläche wie 1:2,19 (l 1:2,22, r 1:2,16).

Wie fügen sich diese Werte nun in die Reihe der von RONNEFELD 1969 und OBOUSSIER 1970<sup>4</sup> ermittelten Daten

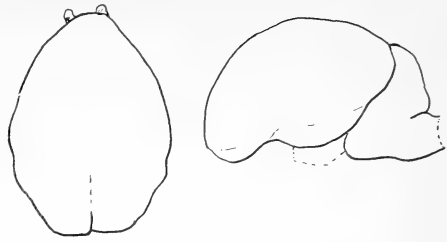


Abb 4. Hirnform von *Pelea*, gezeichnet nach dem Abdruck des Cavum cranii

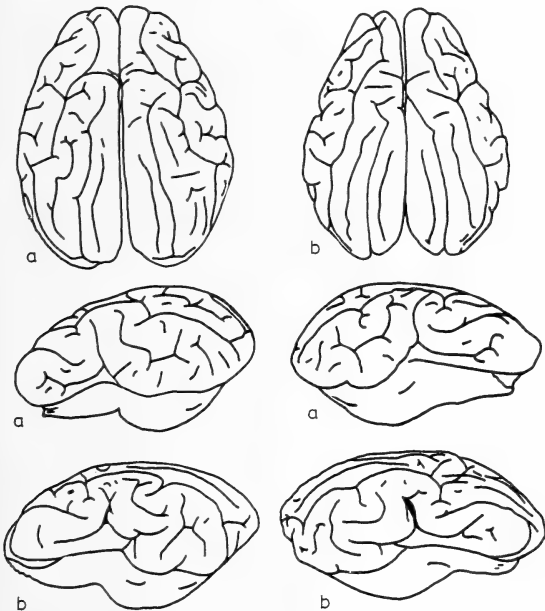


Abb. 5. Großhirnfurchenmuster von *Pelea capreolus* — a. ♂ 236, b. ♂ 237

<sup>4</sup> Untersuchungen an Bovinae kleinerer Körpergröße (3–25 kg) sind von Herrn KNUT HAARMANN in Angriff genommen. Einige seiner Werte stellte er mir freundlicherweise für diese Untersuchungen bereits zur Verfügung. Die größeren Formen, Körpergewicht > 75 kg werden von mir noch bearbeitet.

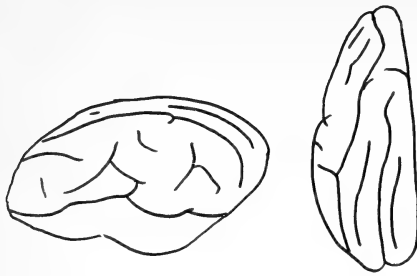


Abb. 6. Schema des Großhirnfurchenmusters für *Pelea capreolus*

Werte für *Pelea capreolus* liegen deutlich oberhalb dieser Geraden. Auch wenn dies bei der geringen Zahl der untersuchten Tiere nur mit Vorbehalt zu bewerten ist, so liegen die Werte doch mehr dem Punkteschwarm von Gazellinae (COVES, 1889) als von Reduncini (SIMPSON, 1945) genähert. Diese Tatsache kommt auch bei Betrachtung der Hirngröße je kg Körpergewicht schon zum Ausdruck. Bei *Pelea* sind es 5,05 g je kg, bei *Redunca fulvorufula* 3,60 g und bei *Gazella thomsoni* 4,10 g.

Berücksichtige ich nach STARCK die Entfaltung des Neocortex als Index für eine Encephalisationsstufe und benutze zur Bestimmung der Rangordnung innerhalb der Bovinae den Anteil der Neocortexoberfläche (in %) am Gesamtcortex, so schließt sich *Pelea* mit 87,4% an den Bereich der größeren Gazellinae an (*Litocranius* 86,4%, *G. Grant* 86,3% und wird nur von *Aepyceros* und *Antidorcas* (88,2% und 88,3%) übertroffen. Da hier jedoch auch die unterschiedliche Körper- bzw. Hirngröße sich auswirken könnte, ist auch die Beziehung von Neocortexoberfläche und Körpergewicht bzw. Hirngewicht zu berücksichtigen.

Für die Beziehung der Neocortexoberfläche zum Körpergewicht bestimmte RONNEFELD die Regressionsgerade  $\log \text{Hirngewicht} = 3,7309 + 0,27 \log \text{Körpergewicht}$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,63$ ), für die Beziehung zum Hirngewicht die Regressionsgerade  $\log \text{Neocortexoberfläche} = 2,5345 + 0,77 \log \text{Hirngewicht}$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,88$ ). Bei steigendem Hirngewicht wächst also die Neocortexoberfläche in stärkerem Maße als dieses. Die für *Pelea* ermittelten Werte liegen in beiden Fällen deutlich oberhalb der Regressionsgeraden, die für die Tiere mittlerer Körpergröße (25–75 kg) errechnet wurde; die von RONNEFELD berücksichtigte *Redunca fulvorufula* darunter, *Antidorcas* näher an die Regressionsgerade, doch unterhalb des Peleawertes. Inwieweit die Regressionsgeraden bei Berücksichtigung der kleinen Formen (< 25 kg) und der größeren (> 75 kg) noch verändert werden müssen, kann erst nach Abschluß der Untersuchungen dieser Formen gesagt

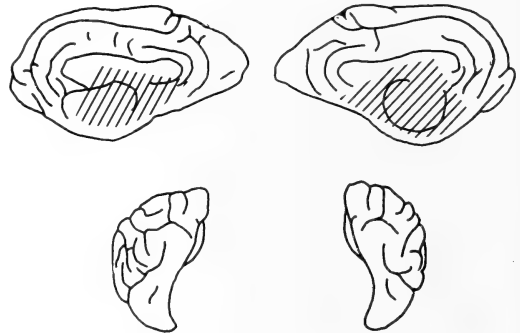


Abb. 7. Innen- und Rückansicht der Großhirnhemisphären von *Pelea capreolus* ♂ 236

<sup>5</sup> In dieser Arbeit wurde irrtümlicherweise ein Druckfehler aus WEBER, E. (1956) Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner, Fischer Jena, übernommen und Werte für P von 0,01 angegeben, in diesen Fällen muß es P = 0,1% heißen.

Tabelle 4

Hirn (g) — Neocortexgröße (mm<sup>2</sup>)

Tier	Körpergewicht kg	Hirngewicht	Cortex einer Hemisphäre	Neocortex ins- gesamt rechts	Neocortex ins- gesamt links	In Furchen ver- senkter Neo- cortex rechts	In Furchen ver- senkter Neo- cortex links
<i>Pelea</i> ♂ 236	24.0	121	22083 l 21317 r	14942	15061	8040	8273
<i>Redunca f.</i> ♂ 239	35.0	132	16339 l 16825 r	14271	13791	7320	7150
<i>Gazella th.</i> ♂ 196	23.5	91	—	8688	8133	4097	3800
<i>Gazella th.</i> ♂ 161	21.0	91	—	8330	8208	4134	3843
<i>Antidorcas</i> ♂ 35	38.0	145	16374 l	—	14619	—	8282
<i>Antidorcas</i> ♂ 257	46.0	144	21189 l	—	18380	—	9825
<i>Antidorcas</i> ♂ 256	44.0	138	20167 l	—	17576	—	9556
<i>Ourebia</i> ♂ 137	15.2	57	—	5219	5355	2610	2635
<i>Ourebia</i> ♂ 181	15.0	50	—	5261	5356	2422	2349

werden. Für *Gazella thomsoni* ♂ 196 und ♂ 161 ermittelte HAARMANN die Neocortexgröße (s. Tab. 4). Die Wertepaare liegen beim Vergleich bezüglich der Hirn/Körpergewichtsbeziehungen um die Regressionsgerade (s. OBOUSSIER und SCHLIEMANN), bei der Beziehung Neocortexoberfläche/Körpergewicht deutlich unterhalb der von RONNEFELD für die mittlere Größenstufe berechnete Gerade. Das gleiche gilt für die Relation Neocortexoberfläche/Hirngewicht.

Der größere Furchenreichtum bei schwereren Hirnen ist seit langem (vgl. KLATT 1921) bekannt, er ergibt sich aus der Relation von Oberfläche zu Gewicht. So ist zu erwarten, daß bei den absolut kleineren Hirnen auch ein relativ kleinerer Anteil der Neocortexoberfläche in Furchen versenkt ist. Bei *Ourebia* (2 Hirne, Du. 53,5 g) sind es durchschnittlich 47%, ebensoviel wie bei dem wesentlich größeren Hirn (2 Hirne, 91 g) der *Gazella thomsoni*. Bei *Pelea* (121 g) sind es 54,3%, d. h. mehr als bei dem schwereren Hirn von *Litocranius* (130 g) mit 51,9% und *Gazella granti* (4 Hirne, Du. 148 g) mit 53% jedoch nicht so viel bei *Antidorcas* (11 Hirne, Du. 138 g) mit 55,1%. Die mit *Pelea* bezüglich des Hirngewichts übereinstimmende *Redunca fulvorufula* (2 Hirne, Du. 120 g) weist nur einen in Furchen gelegenen Neocortexanteil von 51,1% auf, das Körpergewicht dieser Tiere ist (Du. 33 kg) erheblich größer. Daß der Prozentanteil der in Furchen versenkten Neocortexoberfläche bei Großformen wie z. B. *Connochaetes taurinus* (3 Hirne, Du. 372 g) erheblich größer ist (etwa 62%, vgl. OBOUSSIER 1970), sei hier nochmals erwähnt. Aus diesen wenigen Daten geht aber bereits hervor, daß auch im Relationswert „freie“ Neocortexoberfläche / in Furchen verlagertem Neocortexanteil zwei Faktoren ihren Ausdruck finden: 1. die Größe des Gehirns und 2. der Encephalisationsgrad. Erst wenn weitere Daten aller Größenstufen zur Verfügung stehen, können hierüber weitere Aussagen gemacht werden.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß *Pelea* für ihre Körpergröße ein recht großes Hirngewicht aufweist. Die starke Neocortexoberflächenentfaltung betont diese hohe Encephalisation, die auch im relativen Anteil der in Furchen versenkten Neocortexfläche zum Ausdruck kommt. Im Vergleich zu anderen Gattungen ähnelt sie hierin den Gazellinae (*Gazella thomsoni*, *Antidorcas*) mehr als den Reduncini (*Redunca fulvorufula*). Morphologische Beziehungen bezüglich Großhirnfurchenmuster und einiger Schädelmerkmale zu *Ourebia* deuten sich an, müßten jedoch wegen des starken Körpergrößeneinflusses näher überprüft werden, was erst später in einer möglichst

viele Gattungen umfassenden Darstellung erfolgen kann. Eine nähere Übereinstimmung mit den Reduncini fehlt für alle hier geprüften Merkmale. Die Sonderstellung von *Pelea* ist gesichert.

### Zusammenfassung

1. Die Morphologie des Schädels und die Proportionen des Skeletts geben *Pelea capreolus* eine Sonderstellung. Die meisten Merkmale sind jedoch nicht für die phylogenetischen Beziehungen zu anderen Bovidae zu werten.
2. *Pelea* weist ein ungewöhnlich hohes Hirngewicht auf.
3. Das Großhirnfurchenbild zeigt Ähnlichkeit mit dem Muster der Gazellinae nicht mit dem der Reduncini.
4. Die starke Neocortexentwicklung bestätigt den hohen Grad der Encephalisation.
5. Die Sonderstellung der Gattung *Pelea* wird durch die Untersuchung bestätigt.

### Summary

*Contributions to the knowledge of Pelea (Pelea capreolus, Bovidae, Mammalia). Pelea is compared to some other Bovinae of approximately the same body size (Redunca fulvorufula, Gazella thomsoni, Antidorcas marsupialis)*

1. The morphology of the skull as well as the measurements of the skeleton confirms the special range of *Pelea* amongst the other african Bovidae. These characteristics are not suited to clear up the phylogenetic relationship.
2. The weight of the brain of *Pelea* is very great.
3. The pattern of the cerebral sulci of *Pelea* resembles that of Gazellinae more easily than those of Reduncini.
4. The degree of neocortexdevelopment confirms the great encephalisation.
5. The isolated character of the genus *Pelea* is confirmed by these investigations.

### Literatur

- ALLEN, G. M. (1939): A checklist of African mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. **83**.
- BIGALKE, R. C., u. BATEMAN, J. A. (1962): On the status and distribution of ungulate mammals in the Cape Province, South Africa. Ann. Cape Prov. Mus. **2**, 85—109.
- EE, C. A. VAN (1962): The distribution of the ungulates in the Orange Free State. Ann. Cape Prov. Mus. **2**, 53—55.
- ELIAS, H., HAUG, H., LANGE, W., SCHLENSKA, G., und SCHWARZ, D. (1969): Oberflächenmessungen der Großhirnrinde von Säugern mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Cetacea, des Elefanten und der Marsupiala. Anat. Anz. **63**.
- HALTENORTH, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I (18). Handb. Zool. **8**, 32. Lief.
- HEYDEN, K. (1969)<sup>6</sup>: Studien zur Systematik von Ceyhalophinae Brooke, 1876, Reduncini Simpson, 1945 und Peleini Sokolov, 1953 (—Antilopinae Baird, 1857). Z. wiss. Zool. **178**, 348—441.
- KETTLITZ, W. K. (1962): The distribution of some of the larger game mammals in the Transvaal (excluding the Krüger National Park). Ann. Cape Prov. Mus. **2**, 118—137.
- KLATT, B. (1921): Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca genetica **2**, 1—180.
- KNOBEL, R. (1958): Present day status of certain ungulates in the Union of South Africa. Mammalia **22**, 498—503.
- OBOUSSIER, H. (1964): Über die individuelle Variation innerhalb einer Population des Springbocks (*Antidorcas marsupialis* Blaine, 1922) unter besonderer Berücksichtigung des Hirns und der Hypophyse. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., Kosswig-Festschrift, S. 119—132.
- (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution. Untersuchungen an Boviden II. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **63**, 159—182.
- (1967): Das Großhirnfurchenbild als Hinweis auf die Verwandtschaftsbeziehungen der heutigen afrikanischen Bovidae. Acta anat. **68**, 577—596.

<sup>6</sup> Die Arbeit kam erst nach der Fertigstellung des Manuskriptes zu meiner Kenntnis und konnte nicht diskutiert werden. Sie basiert auf allometrische Untersuchungen am Schädel.



- (1970): Beiträge zur Kenntnis der Alcelaphini (Bovidae-Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung von Hirn und Hypophyse. Ergebnisse der Forschungsreisen in Afrika (1959 bis 1967). Morph. Jb. 114, 242—284.
- OBOUSSIER, H., und SCHLIEMANN, H. (1966): Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden. Z. Säugetierkunde 31, 464—471.
- OBOUSSIER, H., und TYSZKA, H. v. (1964): Beiträge zur Kenntnis der Reduncini (Hippotraginae, Bovidae) Süd-Angolas. Hirnfurchenbild und Hypophyse. Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 362—386.
- RONNEFELD, U. (1969): Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. I. Formen mittlerer Körpergröße (25 kg bis 75 kg). Dissertation, Hamburg, (1969).
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 85, N. Y.
- SOKOLOV, J. J. (1954): Versuch einer natürlichen Klassifikation der Horntiere. Akad. Verlag Moskau (1953) und Tr. Zool. Inst. Akad. Nank. USSR 14, 1—295.
- STARCK, D. (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden.
- (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Heberer, Fortschritte der Anthropogenie, Stuttgart, S. 103—144.
- TYSZKA, H. v. (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution. Untersuchungen an Boviden I. (Subfamilien Bovinae und Hippotraginae nach SIMPSON 1945). Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 63, 12—158.

*Anschrift der Verfasserin:* Prof. Dr. HENRIETTE OBOUSSIER, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, 2 Hamburg 13, v.-Melle-Park 10

## Lip-Smacking in the Pronghorn (*Antilocapra americana*)

By DIETLAND and CHRISTINE MÜLLER-SCHWARZE

*Ecology Center, Utah State University, Logan, Utah*

*Eingang des Ms. 20. 8. 1970*

This paper describes a peculiar behavior pattern of the pronghorn (*Antilocapra americana*) that seems to be unique among mammals.

*Animals:* In 1969 and 1970 we raised a total of three males and one female pronghorn that we had collected in the Upper Pahsimeroi in the Idaho sage brush desert. The young pronghorns ranged in age from a few hours to three days at the time they were taken from the field.

*Description:* All individuals were repeatedly observed sniffing an object intensely and then moving the upper and lower lips vertically and rhythmically. In addition, the tongue and the lower jaw move up and down in the same rhythm, while the teeth are bared (Figs. 1 and 2). Sometimes, when close, we could hear the lips smacking.

The frequency of the lip movements varied. One male fawn smacked his lips 72, 80, and 92 times per minute during one period. On another occasion we counted 200, 148, 180, and 140 times/min for one male fawn and 184, 180, 208, and 160 times/min for another of the same age. The average for all these 11 frequencies is  $149.5 \pm 46.1$ . By comparison, two male fawns chewed their cud at a rate of  $137.3 \pm 3.4$  times per minute. The young pronghorns continued to move their lips in the described manner

for 8–21 min (average  $14.9 \pm 4.0$ ) without interruption.

The most remarkable fact about this behavior pattern is that it cannot be “turned off” for some time. Once “turned on”, a hungry animal may be confronted with a milk bottle or other desired food, such as alfalfa or apple, and it may show keen interest in the offered food, but is unable to eat. This peculiar behavior has not been described from the wild. E. FICHTER (per. comm.) observed an “oscillating of the upper lip” in two wild females, while others in the group chewed vegetation. The “oscillating” lasted at least 5 min.

*The releasing situation:* We have observed lip-smacking 28 times. In seven cases, the releasing stimuli were unknown. Of the remaining 21 cases, three occurred after prolonged sniffing of crushed plants (grasses and genus *Lactuca*) on the ground; three were in response to plant material on the soles of the shoes of the caretaker; three were responses to bitten and chewed grass or alfalfa stems still standing; two were to regurgitated cud of a female mule deer (*Odocoileus hemionus hemionus*) in the same pen; and seven were occasioned after intense sniffing of fresh diarrhoeic droppings — with the odor of cud — of female black-tailed deer fawns (*Odocoileus hemionus columbianus*) in the same pen. Once a yearling female started lip-smacking after sniffing a rotten apple. The two remaining incidences occurred after a male was exposed to the scent of its own subauricular gland (“jaw patch”), and after another male thoroughly sniffed the surface of freshly painted furniture. There are 19 responses to plant material in various forms and only two to other odors. A chi-square test — with Yates’ correction for continuity ( $\chi^2 = 12.8$ ;  $p < 0.001$ ) — shows that we can justifiably conclude that lip-smacking is a response to plant materials. It probably is connected with feeding behavior. Lip-smacking was never observed in a social, sexual, aggressive, or alarm context. The sense of taste does not seem to be involved, as the animals did not smack their lips when licking salt for the first time.

Usually an individual responded to the same kind of stimulus only once or twice with lip-smacking. Even though the particular stimulus, such as crushed plants in the pen, or plant materials on the shoes of the caretaker were present every day for several months, these situations would only initially release the lip-smacking behavior.

*Ontogeny:* In three males the first lip-smacking occurred when they were 15, 18, and 23 days old, respectively. The female showed it first when 13 days old. From then on, the behavior pattern was observed occasionally until the animals reached the age of 1 year and could be considered sexually mature. It seems to occur throughout life.

*Relation to other behavior:* There are certain types of behavior in captive pronghorns that are precluded as long as the lip-smacking takes place. Such activities as



Fig. 1. Frontal view of the mouth of a 38-day-old male pronghorn during the moment of maximal parting of the lips when lip-smacking

drinking from the milk bottle; eating solid food, such as alfalfa or apple; licking urine of another pronghorn and performing the Flehmen response afterwards; licking the caretaker followed by the Flehmen response, are all precluded. Those activities which require the participation of the lips, tongue, teeth, or lower jaw are effected. During lip-smacking even a hungry fawn will stand in front of the milk bottle but be unable to take the nipple and drink. This inability may continue for several minutes.

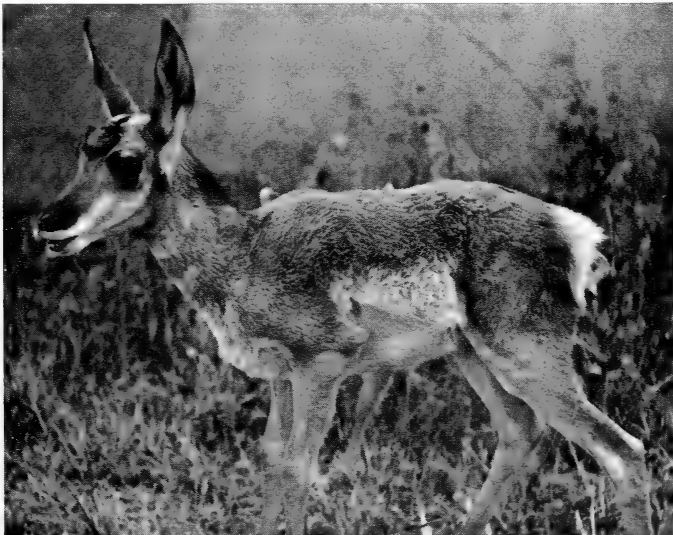
On the other hand, certain other types of behavior may occur simultaneously with lip-smacking. The movements of the lips and lower jaw may continue unabatedly while the animal reclines, sniffs plants, fights with another individual or the caretaker, escapes, mounts another pronghorn, or assumes the alert posture. Often a pronghorn just stands motionless and smacks its lips.

If the lip-smacking interferes with eating responses, the opposite is also true. When the animal is interested in eating soil or in sucking at the milk bottle, for instance, lip-smacking may stop earlier than on other occasions, although it still takes several minutes for the behavior change to occur.

*Possible function:* The function of lip-smacking as an olfactory response to plant material is obscure at present. The prolonged behavior pattern is visible and audible, therefore, it could possibly serve in communication.

We observed that one individual is attracted to a place where another sniffs and starts to move the lips in the described fashion. Usually, however, the intense sniffing already attracts the conspecific, and both start to smack their lips at about the same time. Because the lip-smacking lasts so long, other individuals, such as mother or sibling, are certain to notice it.

If this behavior is used as a communication signal, the information content would be limited to the message: "individual x has encountered a smell of plant materials for the first time(s)", because the motor pattern occurs only after initial exposure to certain stimuli. Perhaps lip-smacking does not possess communication value at all. If it occurred very frequently, the animal would be unable to feed for considerable amounts of time. This would certainly be dysgenic for the species. Because of this danger, it may currently be kept to a minimum by selective pressures.



*Fig. 2.* Lateral view of the head of the same male at the same occasion and at the same phase of lip-smacking as in Fig. 1

Similar movements, also called lip-smacking, in other mammals are difficult to compare, because the form and function are different. Black-tailed deer males smack their lips during rutting season when approaching a doe, particularly one that is reclining. According to our observations, this seems to reduce the chance of the doe fleeing. Similarly, social attraction appears to be the major underlying factor in the lip-smacking of primates (VAN HOOFF, 1962). It occurs in a number of species of *Macaca*, *Papio*, *Cercopithecus*, and others. In *Papio ursinus*, lip-smacking precedes copulation and lasts during the act (BOLWIG, 1959). Lip-smacking in primates is also much faster than in the pronghorn; VAN HOOFF reports seven smacks per second on the average.

#### Acknowledgment

The study was partially supported by grants from the U.S. National Science Foundation. We would like to thank Dr. E. Fichter for helping us to obtain the animals in the wild and for pointing out to us pronghorn behavior in the field.

#### Summary

A behavior pattern in the pronghorn (*Antilocapra americana*) is described for the first time. Lip-smacking occurs after intense sniffing of novel plant odors. Lip-smacking lasts often over 20 minutes and interferes with other mouth-connected behaviors, notably feeding responses. The function of lip-smacking is unknown.

#### Zusammenfassung

Eine eigentümliche Verhaltensweise des Gabelbocks (*Antilocapra americana*) wird zum ersten Male beschrieben. Das Lippenklappern kommt nach intensivem Riechen an bestimmtem Pflanzenmaterial vor, dem das Tier zum ersten Male begegnet. Gabelböcke klappern dann ohne Unterbrechung bis über 20 min lang und können bestimmte Verhaltensweisen nicht ausführen, so zum Beispiel fressen oder trinken. Ob dem Klappern eine soziale oder andere Funktion zukommt, ist bisher unbekannt.

#### Literature

- BOLWIG, N. (1959): A study of the behaviour of the chacma baboon. *Behaviour* **14**, 136—163.  
VAN HOOFF, J. A. R. A. M. (1962): Facial expressions in higher primates. *Symp. Zool. Soc. London* **8**, 97—125.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. DIETLAND und CHRISTINE MÜLLER-SCHWARZE, Ecology Center, Utah State University, Logan, Utah 84321, USA.

# Blauböckchen (*Cephalophus monticola* [Thunberg, 1798]; Cephalophinae, Bovidae) als Insektenfresser

VON REINMAR GRIMM

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg

Eingang des Ms. 25. 7. 1970

Im Schrifttum werden wiederholt Beobachtungen angeführt, nach denen Ungulaten tierische Nahrung aufnehmen. Vor allem trifft dies für Antilopen und hier besonders für die Ducker (Gattungen *Sylvicapra* und *Cephalophus*) zu. KURT (1963) hat eine Zusammenstellung der wichtigsten bisher vorliegenden Beobachtungen gebracht; danach und nach einigen anderen Autoren erhält man für die Antilopen folgendes Bild:

Es wurden gefressen von: Impala (*Aepiceros melampus*): Vögel (HEDIGER 1951)<sup>1</sup> F, Berg-Oribi (*Ourebia ourebia montana*): Vögel (MAYDON 1932)<sup>1</sup> F, Kudu (*Tragelaphus strepsiceros*): Kücken, Taubennestlinge, Hackfleisch (KURT 1963), Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*): frisches Hackfleisch (HONEGGER, mündl. Mitteilung)<sup>1</sup>, Ducker (ohne Artangabe): eine Trappe (MAYDON 1932)<sup>1</sup>, Perlhühner (STONEHAM 1955), Kronenducker (*Sylvicapra grimmia*): „Kleingetier“ (SANDERSON 1936)<sup>1</sup>, Termiten (v. OERTZEN 1913) F. SchwarZRückenducker (*Cephalophus dorsalis*): Tauben (KURT 1963).

Die mit einem „F“ gekennzeichneten Angaben stützen sich auf Wildbeobachtungen, die übrigen auf Beobachtungen an Tieren in Gefangenschaft. Die hier gegebene Übersicht stützt die Anschauung von KURT (1963), daß „die Grenze zwischen Herbivoren und Carnivoren nicht zu streng gezogen werden darf.“

Anläßlich einer Expedition in die Urwaldgebiete an der Lobaye (einem rechten Nebenfluß des Oubangui in der Zentralafrikanischen Republik) stellte der Verfasser bei der Präparation von frisch gefangenen „Blauböckchen“ (*Cephalophus monticola*) im Pansen mehrerer Tiere große Mengen angedauter Insekten fest. Eine größere Portion Mageninhalt wurde daraufhin konserviert und später im Laboratorium untersucht. Bei dieser Untersuchung wurde folgendermaßen verfahren: Mittels eines Siebes (Maschenweite 0,5 mm) wurden die groben und feinen Bestandteile des Panseninhalts getrennt und der Siebrückstand gründlich ausgewaschen. Der Siebdurchlauf und das Waschwasser des Siebrückstandes wurden gesammelt und die in ihnen enthaltenen feinen Bestandteile abfiltriert. Der Siebrückstand enthielt neben den erwähnten angedauten Insekten pflanzliche Anteile: vor allem eine einheitliche Sorte von Samen und geringe Mengen Pflanzenfasern. Die Samen konnte Herr Dr. F. DEUTSCHMANN (Hamburg), dem ich für seine Unterstützung zu Dank verpflichtet bin, als solche von Moraceen, wahrscheinlich aus der Gattung *Ficus*, identifizieren.

Von den Insekten waren leider nur Fragmente vorhanden: Beine, Fühler, Mandibeln, fragmentierte Köpfe, Thoraca und Abdomina. Eine erste Untersuchung ergab, daß es sich bei allen Fragmenten um solche von Ameisen handelte. Herr Dr. H. KÜTTER (Männedorf, Schweiz), dem ich für seine freundliche Hilfe ebenfalls Dank schulde, konnte die Ameisen identifizieren: Es handelte sich ausschließlich um Tiere der Art *Paltothyreus tarsatus* F., eine große, im tropischen Afrika weit verbreitete Ponerine.

<sup>1</sup> Diese Angaben aus KURT (1963).

Man hat Exemplare von *Paltothyreus tarsatus* häufiger als Ameisen irgend einer anderen Art in den Mägen von Kröten<sup>2</sup> gefunden. Das ist deshalb erstaunlich, weil die Tiere einen großen Stachel besitzen, mit dem sie empfindlich stechen können. Trotzdem werden sie von den Kröten verschluckt, ohne diesen etwas anzuhaben, wobei man obendrein annehmen muß, daß die Ameisen in den „schwachen“ Magensäften der Kröten noch geraume Zeit am Leben bleiben (WHEELER 1922).

Um eine Vorstellung vom Anteil der Ameisen am Gesamt-Mageninhalt zu bekommen, mußte versucht werden, die Anzahl gefressener Ameisen zu ermitteln. Dazu boten sich die Beinfragmente an, von denen zumindest Femora und Tibien eindeutig als solche zu erkennen waren (einige Beine waren noch unversehrt erhalten). Der Siebrückstand wurde gleichmäßig aufgeschlämmt, eine Teilprobe (27 %) entnommen und in ihr die als Femora und Tibien erkennbaren Beinfragmente ausgezählt. Das Ergebnis brachte eine gute Übereinstimmung: 114 Femora zu 112 Tibien — entsprechend mindestens 19 Ameisen. Umgerechnet mußten in der Gesamtprobe 70 Ameisen enthalten sein.

Eine Anteilsberechnung konnte nur auf Gewichtsprozent hin erfolgen, und zwar mußte das Trockengewicht des Mageninhalts zugrunde gelegt werden. Zur Ermittlung des Trockengewichts wurden die Filtrate des Siebdurchlaufs und des Waschwassers sowie der Siebrückstand 24 Stunden bei 90° C getrocknet und anschließend ausgewogen. Außerdem wurden drei getrocknete Arbeiterinnen von *Paltothyreus tarsatus* gewogen. (Das Vergleichsmaterial war mir dankenswerterweise vom Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin zur Verfügung gestellt worden. Dieses Material ließ auch erkennen, daß die Fragmente nur von *P.-tarsatus*-Arbeiterinnen stammen konnten).

Ergebnis: Bei einem Gesamt-Trockengewicht des entnommenen Mageninhalts von 12,15 g entfallen auf die 70 Ameisen 1,36 g, d. h. 11,2 %. Diesen Trockengewichts-Anteil der Ameisen am Mageninhalt von *Cephalophus monticola* von über 10 % kann man nicht als zufällig ansehen. Gegen eine unbeabsichtigte Aufnahme der Insekten etwa zusammen mit den *Ficus*-Früchten spricht, daß nach WHEELER (1922) *Paltothyreus tarsatus* zumeist einzeln auf Jagd geht — besonders auf Termiten — und demnach (auch nach Ansicht KUTTER's) wahrscheinlich einzeln verzehrt wird. WHEELER (1922) stellt fest, daß die Ameisen außer Termiten auch andere Nahrung zu sich nehmen („the food is varied . . .“); er macht jedoch keine Angaben darüber, ob sie sich möglicherweise in Massen an heruntergefallenen, vielleicht in Gärung oder Fäulnis übergegangen Früchten aufhalten, so daß die Ducker sie auf diese Weise in größeren Mengen aufgenommen haben könnten. Man muß jedoch — auch wenn man eine solche Möglichkeit nicht ausschließen will — annehmen, daß *Cephalophus* eine beträchtliche Zahl von Ameisen ungeachtet ihres Stechvermögens bewußt und einzeln wie ein Insektenfresser aufnimmt. Damit ordnet sich *Cephalophus monticola* in die Reihe der zu Anfang erwähnten carnivoren Antilopen ein. Ob die Blauböckchen in freier Wildbahn außer Ameisen noch andere tierische Nahrung aufnehmen, ist bisher nicht bekannt.

### Zusammenfassung

Im Mageninhalt von Blauböckchen (*Cephalophus monticola*) aus freier Wildbahn stellte der Verfasser eine große Menge angedauter Ameisen der Art *Paltothyreus tarsatus* fest. Eine quantitative Untersuchung ergab, daß die Ameisen einen Anteil von 11,2 % am Trockengewicht des Mageninhalts ausmachten. Da *P. tarsatus* überwiegend solitär lebt, muß angenommen werden, daß *Cephalophus monticola* die Ameisen nicht zufällig, sondern bewußt aufnimmt, womit er sich in die Reihe der carnivoren Antilopen einordnet.

### Summary

#### *Cephalophus monticola* as an ant-eater

In the contents of the rumina of free living Blue Duikers (*Cephalophus monticola*) the author found great quantities of semi-digested ants belonging to the species *Paltothyreus tarsatus*

<sup>2</sup> Nach Mitteilung von KUTTER handelt es sich um *Bufo funereus*, *B. tuberosus*, *B. superciliaris* und *B. polycercus*.

Quantitative investigation led to the result that the ants made up 11.2 per cent of the dry weight of the stomach contents. As *Paltothyreus tarsatus* lives mainly solitarily it is assumed that *Cephalophus monticola* picks up the ants deliberately. Thus the Blue Duiker is to be placed among the carnivorous antelopes.

#### Literatur

- KURT, F. (1963): Zur Carnivorie bei *Cephalophus dorsalis*. Z. Säugetierkunde 28, 309—313.  
 v. OERTZEN, J. (1913): In Wildnis und Gefangenschaft. Kameruner Tierstudien. — Berlin-Süßerott.  
 STONEHAM, H. F. (1955): Meat eating duikers. Jl. E. Africa nat. Hist. Soc. 22, 205.  
 WHEELER, W. M. (1922): Ants of the American Museum Congo Expedition. A contribution to the Myrmecology of Africa. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 45, 1—1139.
- Anschriß des Verfassers:* Dr. REINMAR GRIMM, Universität Hamburg, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, 2 Hamburg 13, Von-Melle-Park 10

## On a Supposed Prehistoric Representation of the Pleistocene Scimitar Cat, *Homoherium* Fabrini, 1890 (Mammalia; Machairodontidae)

By VRATISLAV MAZAK

*Institute of Systematic Zoology, Charles University, Prague*

*Eingang des Ms. 10. 4. 1970*

Representations of animals, especially of mammals, made by prehistoric man, whether paintings, engravings, or sculptures, are often of great importance for restorations of the external characteristics of those species that became forever extinct.

In 1896, a small statue of a feline-like animal was found in the cave of Isturitz (Basses-Pyrénées). Unfortunately, the statue made of a piece of stone („Statuette très aplatie en pierre tendre“, according to ROUSSEAU 1967 b, p. 34), was later on lost and the only evidence of this master-piece of prehistoric art that we have at our disposal is a photograph by CARTAILHAC (cf. KOPY 1941, p. 185). The statue in question was about  $16 \pm 1$  cm in length and CAPITAN, BREUIL u. PEYRONY (1910, quoted after KOPY l. c. and ROUSSEAU l. c.) attributed it to the „Aurignacien supérieur“.

The general features of the statue show indubitable feline characteristics. The sculptured feline has a relatively very big and heavy head, rather short body and powerful, strong legs, the distal parts of which are missing. The general aspect of the statue suggests quite clearly that the animal represented by the prehistoric artist was a heavily built, rather long-legged cat, with a massive head. The tail is short, stump-like. An excellent picture of this statue published by ROUSSEAU (1947 a, fig. 4 and 1967 b, fig. 15) seems to indicate that the tail was neither broken off nor simply unrepresented by the artist (as is the case with a few of other prehistoric sculptures of cats) but, on the contrary, the tail seems to have been carved in such a way that I incline to believe it was shown as being short on purpose. The most striking feature of the statue is the

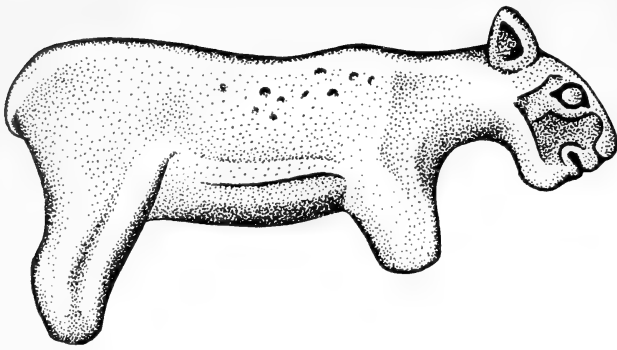


Fig. 1. The statue of a felid-carnivore found in the cave of Isturitz (After ROUSSEAU)

as some quite specific features of the animal represented by the artist of Isturitz suggest it could be referred rather to another, quite different, species than to the Cave Lion. As mentioned above the most remarkable characteristic of the animal in question is the form of the mandible. The prehistoric representations of large felids are not too numerous, it is true, but none of those that can be without any doubt referred respectively to the Cave Lion, or Lion, of however different artistic style they are, shows such a peculiar shape of lower jaw. Since the whole statue of Isturitz was sculptured with a great sense for reality I have no doubt that the quite specific shape of mandible reflects the reality as well.

The general features of the statue and, especially, a quite singular appearance of its head have led me to the conclusion that the prehistoric artist might have created in this case a representation of a member of the group of the so-called „sabre-tooth cats“ (Machairodontidae, sensu THENIUS 1960, p. 174; or Machairodontinae of the majority of other authors).

Generally, two species of the European machairodontid cats are recognized as to have lived in the course of Pleistocene era, viz. the so-called Greater Scimitar Cat, *Homotherium sainzelli* (= *crenatidens*) and the so-called Lesser Scimitar Cat, *Homotherium latidens*, the former being known from the Villafranchian and Middle Pleistocene deposits, the latter from those of the Middle and Late Pleistocene. As to their size both were big animals, comparable to a smaller or average sized lion, the species *latidens* being, nevertheless, in general slightly smaller than the species *sainzelli*.

According to the paleontological data there is not much evidence that, in Europe, the sabre-tooth cats survived for long into the last Ice Age, i. e. into the Würm. Yet KURTÉN (1968, p. 278 and p. 77) mentions the species *Momotherium latidens* as having been found in several Würm deposits of Europe.

The upper Aurignacian (or Gravettian) horizons might roughly be assigned to the Würm II/III Interstadial (cf. MOVIVUS 1953, p. 174) or Interstadial LGI 2/3 of ZEUNER (1959, cf. p. 54). Now, KURTÉN (1968, p. 77) states that

shape of head which is characterized by an extremely powerful and heavy mandible, exceptionally deep, or high, in its symphyseal part.

The statue has frequently been referred to the Cave Lion, *Panthera spelaea* (GOLDFUSS, 1821) (cf. KOBY 1941, ROUSSEAU 1967 a and 1967 b, and others). I however think that this determination is not completely justified

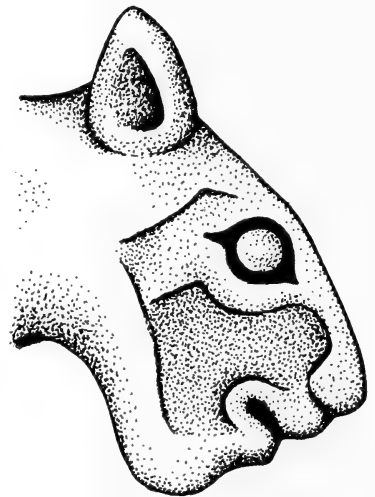


Fig. 2. Head of the Isturitz statue



*Homotherium latidens* was determined among animal remains of the Pin Hole Cave, Derbyshire, which ZEUNER (1959, p. 327) dates right to the time of Interstadial LGL 2/3. Thus we have at our disposal certain indications that the sabre-tooths still lived at the time of the Aurignacian man. Hence we cannot completely exclude a possibility that the species survived on the European continent similarly as it did on the British Islands and that the man of Isturitz could have really known a species of the sabre-tooth cats from his own autopsy. If we admit this then we can suppose that the species known to the Isturitz prehistoric man was the Lesser Scimitar Cat, *Homotherium latidens*.

If we study a skull of the genus *Homotherium* and try to restore the external appearance of the head of these extinct cats then we find really remarkable similarity between the result of our work and the form of head of the Isturitz statue (cf. figs. 2 and 3). In addition, the general features of the statue, as mentioned already above, give an impression of an animal with rather long legs and relatively short body which is, as far as the paleontological evidence go, in exact correspondance with the supposed



Fig. 3. Skull of the Scimitar Cat *Homotherium* with restored outlines of the head to be compared with fig. 2

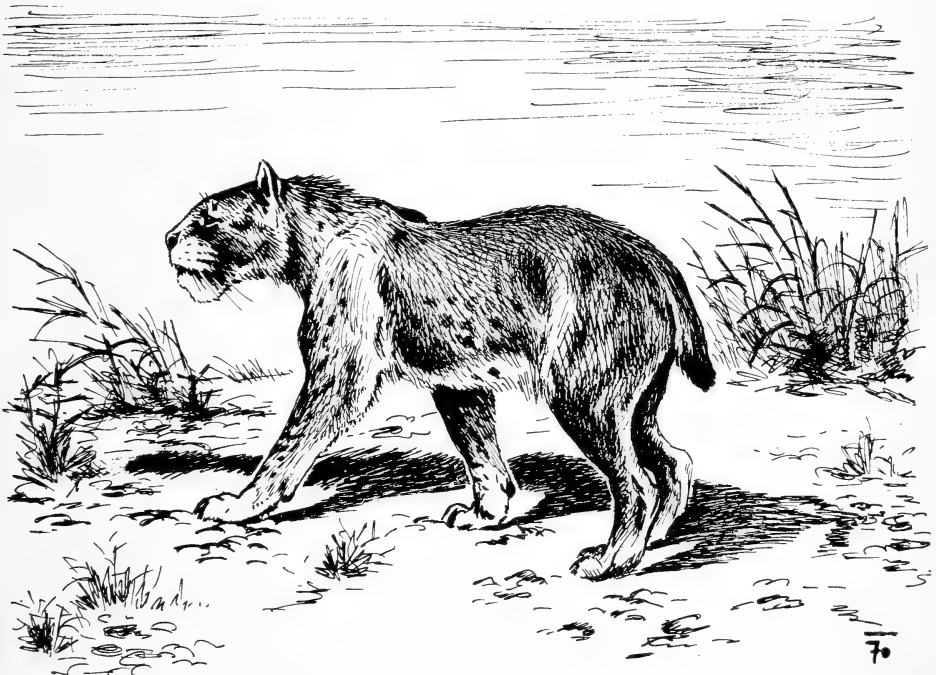


Fig. 4. Restoration of the Lesser Scimitar Cat, *Homotherium latidens*, made on the basis of the Isturitz statue (Del. MAZAK)

external appearance of the sabre-tooths of the genus *Homotherium* (cf. KURTÉN 1968, p. 76, fig. 29; PIVETEAU 1961, p. 791). As to the length of tail, which is known to have been extremely short in this group of carnivores, I have already mentioned above that it seems to have been sculptured in the way that indicates the artist's purpose to show it short.

All the evidence summarized here seem to indicate that we should bear in mind, at least, the possibility that the Isturitz statue could be ascribed to the Lesser Scimitar Cat, *Homotherium latidens* (OWEN, 1846).

The Isturitz statue, if my interpretation of it is accepted, could thus rather considerably contribute to our knowledge on the external appearance of the Lesser Scimitar Cat. I would like to mention here especially the fact that the scimitar-like canines of *Homotherium* were obviously hidden by the lower lip when the mouth was closed and did not bite outside the lower lip as is generally shown on nearly all the restorations of the representatives of this genus.

### Summary

The authors discuss the question of the species to which a statue of a feline-like carnivore found in 1896 in the cave of Isturitz could be referred. In his opinion the statue in question does not represent a Cave Lion as generally believed but the Lesser Scimitar Cat, *Homotherium latidens* (OWEN, 1846).

### Zusammenfassung

Der Autor diskutiert die Frage, zu welcher Art die Statue eines katzenähnlichen Raubtieres gehören könnte, welche 1896 in der Höhle von Isturitz gefunden wurde. Es wird die Meinung vertreten, daß es sich nicht um die Darstellung eines Höhlenlöwen handelt, wie allgemein angenommen wird, sondern um die der kleinen Scimitar-Katze, *Homotherium latidens* (OWEN, 1846).

### Bibliography

- KOBY, F.-ED. (1941): Contribution à l'étude de *Felis spelaea* Goldf. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel, Basel, 52, 168—188.
- KURTÉN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld and Nicolsen, London, viii + 318 pp.
- MOVIUS, JR., and HALLAM, L. (1953): Old World Prehistory: Paleolithic. In: A. L. KROEBER (Ed.) — Anthropology Today. The Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 163—192.
- PIVETEAU, J. (1961): Carnivora. In: J. PIVETEAU (Ed.) — Traité de Paléontologie. Masson et Cie, Paris, Tome VI, Vol. 1, pp. 641—820.
- ROUSSEAU, M. (1967 a): Lion des cavernes et lion actuel dans l'art paléolithique. Science progrès — La Nature, Paris, No. 3389 (Septembre 1967), 338—343.
- ROUSSEAU, M. (1967 b): Les Grands félins dans l'art de notre préhistoire. A. et J. PICARD u. Cie, Paris, 208 pp.
- THENIUS, E. (1960): Raubtiere (Carnivora). In: E. THENIUS u. H. HOFER — Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, pp. 147—178.
- ZEUNER, E. (1959): The Pleistocene Period. Its Climate, Chronology and Faunal Successions. Hutchinson, London, 448 pp.

*Author's address:* DR. VRATISLAV MAZAK, Institute of Systematic Zoology, Charles University, Vinická 7, Prague 2, Czechoslovakia

# Chromosomenpolymorphismus durch überzählige Autosomen

## Beobachtungen an der Hausratte (*Rattus rattus*)

Von A. GROPP<sup>1</sup>, J. MARSHALL<sup>2</sup>, G. FLATZ<sup>3</sup>, M. OLBRICH<sup>1</sup>, K. MANYANONDHA<sup>3</sup>,  
und A. SANTADUSIT<sup>3</sup>

Eingang des Ms. 5. 7. 1970

Die Karyotypverschiedenheiten der Säugetierarten und die Deutung der bei ihrer Entstehung wirksamen Mechanismen sind von taxonomischer, zugleich aber auch von evolutions-biologischer Wichtigkeit (MATTHEY, 1959, 1964; WHITE, 1968; GROPP, 1969). Der ROBERTSON'sche Typus einer Chromosomenvariation durch zentrische Fusion (Translokation) akrozentrischer Chromosomen bewirkt eine Reduktion der Chromosomenzahl. Er kommt in vielen Säugetierordnungen, nicht zuletzt bei den Nagetieren, entweder intraspezifisch oder zwischen Arten und Genera vor (MATTHEY, 1964, 1966; HSU und MEAD, 1969; NADLER, 1969; GROPP und Mitarbeiter, 1970). Als weitere Formen einer strukturellen Diversifikation der Karyotypen sind Inversionen, reziproke Translokationen (s. HSU und MEAD, 1969) und Umschichtungen an heterochromatischen Chromosomensegmenten (GROPP und Mitarbeiter, 1969) in Betracht zu ziehen. Die bisherigen Kenntnisse erfassen jedoch wahrscheinlich noch nicht alle Möglichkeiten der evolutiven Aufgliederung der Karyotypen der Säugetiere. Beobachtungen an einer Population von Hausratten (*Rattus rattus*) aus Thailand, über die in dieser Mitteilung berichtet wird, gestatteten die Analyse einer komplexen intraspezifischen Variabilität des Chromosomensatzes, an der ein für Säugetiere bisher noch wenig bekannter Mechanismus der numerischen Variation beteiligt ist.

Die cyto-genetischen Merkmale der Hausratte (*R. rattus*), die als eurasiatische Species weltweit verbreitet, jedoch vielfach von der Wanderratte verdrängt ist, verdienen besondere Aufmerksamkeit, nachdem in unterschiedlichen Standorten ein struktureller Chromosomenpolymorphismus des größten autosomalen Chromosomenpaares (YOSIDA und Mitarbeiter, 1965, 1969) und eine Variation der Gesamtzahl der Chromosomen zwischen 42 und 38 nachgewiesen wurden. Untersuchungen von MAKINO (1943) und MATTHEY (1956) hatten für die Hausratte eine Chromosomenzahl von 42 belegt. Dagegen fand sich nach Untersuchungen in Australien, Neuseeland, Neu Guinea (YOSIDA und Mitarbeiter, 1969), an der toskanischen Küste Italiens (CAPANNA und CIVITELLI 1969) und in Argentinien und Brasilien (BIANCHI und Mitarbeiter, 1969) eine niedrigere Chromosomenzahl von 38. Diese verschiedenen Beobachtungen stimmen darin überein, daß die Reduktion der Chromosomenzahl 42 auf 38 als eine Variation vom ROBERTSON'schen Typus durch zentrische Fusion (Translokation) von vier Paaren akrozentrischer mit Neuentstehung von zwei Paaren metazentrischer Chromosomen aufzufassen ist.

YONG und DHALIWAL (1970) fanden demgegenüber bei der malaischen Hausratte, die sie als eine von *R. rattus* getrennte Species *R. diardii* ansehen möchten (YONG, 1969), neben dem Chromosomensatz von 42 bei einzelnen Tieren 41, 43 und bei einem männlichen Einzel-exemplar 44 Chromosomen. Die Vermehrung der Zahl der Chromosomen auf 44 beruhte auf der Anwesenheit eines zusätzlichen Paares von metazentrischen Autosomen. Vorher war bereits von RAY-CHAUDHURI und Mitarbeiter (1968) der Befund von 43 Chromosomen bei einem

<sup>1</sup> Pathologisches Institut der Universität Bonn.

<sup>2</sup> Der Stiftung Volkswagenwerk, Hannover, danken wir für die Ermöglichung eines Forschungsaufenthaltes in Thailand.

<sup>3</sup> SEATO Medical Research Laboratory, Bangkok.

<sup>3</sup> Departments of Anatomy und Pathology, Faculty of Medicine, Chiang Mai, Thailand.

Exemplar von *R. rattus* aus Nepal erwähnt worden, während wiederum jüngst Hsu und PAULETE-VANRELL (in litt.) bei Hausratten aus Vietnam Chromosomenzahlen zwischen 42 und 44 fanden.

## Material und Methode

Elf Hausratten (Tab. 1: vier männliche, sieben weibliche Tiere) aus Wildfängen Ende November 1969 in Nord-Thailand wurden für Chromosomenuntersuchungen verwendet. Acht Ratten stammten aus dem Erdgeschoß und dem umliegenden Garten eines einzelnen größeren Wohnhauses in Chiang Mai, eine weitere weibliche Ratte (Tier 48) gehörte einem Fang in einem bewohnten Außenbezirk von Chiang Mai an. Je ein weiteres Einzeltier kam von Boluang, Amphur Hot, 117 km südwestlich Chiang Mai (Tier 76) bzw. von Doiluang Chiang Dao, 130 km nördlich Chiang Mai (Tier 80). Alle Tiere wurden als *R. rattus thai* Kloss, 1917 identifiziert. Bälge und Schädel sind mit Ausnahme von Tier 48 entweder beim SEATO Medical Research Laboratory, Bangkok, oder im Museum Alexander Koenig (Kat. Nr. 70.38 bis 70.43), Bonn, aufbewahrt.

Chromosomenpräparationen wurden mit einer Direktmethode aus Knochenmark, 3 Std. nach i. p. Injektion von Colchicin (etwa 0,4 ml/je 100 g einer 0,5 %igen Lösung) angefertigt. Mit Ausnahme von Tier 48, bei dem nur 28 Metaphasen zur Verfügung standen, wurden von jedem Tier mindestens 50, teils mehr als 60 Metaphasen ausgewertet. Die karyographische Anordnung der Chromosomen geschah in Anlehnung an YOSIDA und Mitarbeiter (1969).

## Ergebnisse

Die Chromosomenzahl schwankte innerhalb des untersuchten Kollektivs von Hausratten zwischen 42 und 48 (Tab. 1). Daneben bestand an einzelnen mittelgroßen und kleinen Autosomen, die den Chromosomen Nr. 9 und Nr. 13 entsprachen, ein Struk-

Tabelle 1

Unters.- Nr.	R. rattus		Zahl der ausge- werteten Meta- phasen	Autosomen						Ge- schlechts- chromo- somen	2n
	♂	♀		A <sub>g</sub>	A <sub>m</sub>	A <sub>k</sub>	S <sub>m</sub>	S <sub>k</sub>	M		
76		+	64	2	22	2	—	—	14	XX	42
80		+	52	2	22	2	—	—	14	XX	42
109		+	52	2	21	1	1	1	14	XX	42
111		+	54	2	22	2	—	—	14	XX	42
108		+	{41	2	22	1	—	1	16	XY	44
			{16	2	21	1	—	1	16	XY	43
48		+	28	2	20	—	2	2	15	XX	43
110		+	50	2	22	1	—	1	16	XX	44
112		+	53	2	22	1	—	1	16	XY	44
113		+	62	2	22	2	—	—	16	XY	44
57		+	51	2	22	2	—	—	18	XX	46
			{45	2	21	1	1	1	20	XY	48
107		+	{2	2	21	—	1	1	20	XY	47
			{23	2	20	1	1	1	20	XY	47
			{18	2	19	1	1	1	20	XY	46

Abb. 1 a—c. Karyogramme aus Metaphasen von Knochenmark — a. Tier 111, weiblich, 2n = 42 — b. Tier 113, männlich, 2n = 44 — c. Tier 57, weiblich, 2n = 46 — Variation der Chromosomenzahl durch unterschiedliche Zahl von metazentrischen Chromosomen — Nr. 1—2 (A<sub>g</sub> = große metazentrische Chromosomen) — Nr. 3—12 (A<sub>m</sub> = mittelgroße akrozentrische Chromosomen) — Nr. 13 (A<sub>k</sub> = kleines akrozentrisches Chromosom) — Nr. 14 bis 20/21/22 (M = mittelgroße bis kleine metazentrische Chromosomen)

AA AB AC AD AE AF AG

AO AP AQ AR AS AT AU

12

13

14

-

20

AX AY AZ BA BB BC BD BE BF

XX

AA

BB BC BD BE BF BG BH

BI BJ BK BL BM BN BO

BP BQ BR BS BT BU BV

BX

BA

BB BC BD BE BF BG BH

BI BJ BK BL BM BN BO

BP BQ BR BS BT BU BV

BX

BY

BA

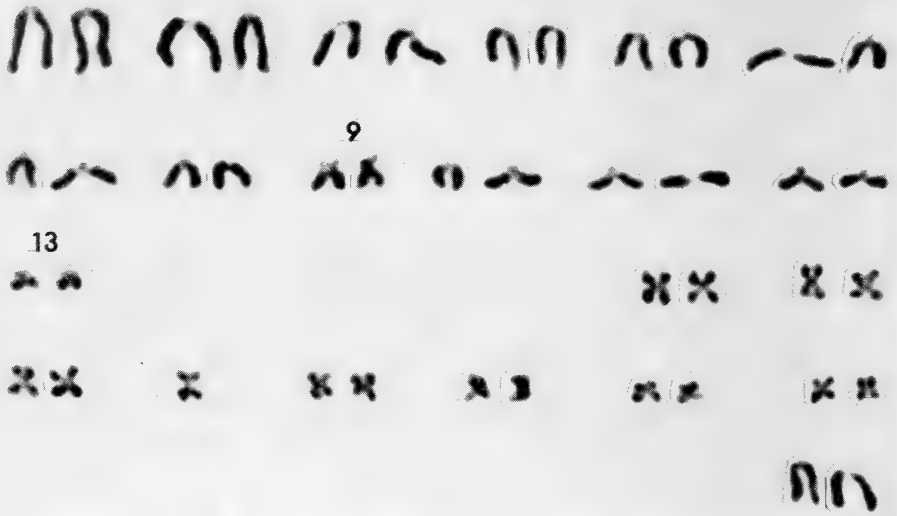


Abb. 2. Karyogramm aus Metaphase von Knochenmark, Tier 48. —  $2n = 43$ . Chromosomenpaar Nr. 9 und 13 submetazentrisch. Ein unpaariges M-Chromosom

turheteromorphismus mit unterschiedlicher Beteiligung von akrozentrischen und subakrozentrischen (Tab. 1, Abb. 2—4;  $S_m$ ,  $S_k$ ) Elementen. Zwei Tiere wiesen eine intra-individuelle Variation der Chromosomenzahl auf. Die Tabelle 1 gibt die Gesamtzahl der Chromosomen und eine Aufgliederung nach ihren Strukturbesonderheiten wieder.

Als Grundtypus der beobachteten Chromosomensätze dient der Befund bei den Tieren 76, 80 und 111 (Tabelle 1, Abb. 1a): Es fanden sich 13 akrozentrische Paare, nämlich zwei große ( $A_g$ ; Nr. 1—2), zehn mittlere Paare ( $A_m$ ; Nr. 3—12) und ein kleines akrozentrisches Paar ( $A_k$ ; Nr. 13), ferner sieben Paare mittelgroßer bis kleiner metazentrischer Chromosomen in abnehmender Größe (M) und die beiden Geschlechtschromosomen. Das X-Chromosom ist von

der Größe der Chromosomen Nr. 3—4 aus der Reihe der akrozentrischen Chromosomen, während das Y-Chromosom das kleinste akrozentrische Element darstellt. Als akrozentrische Chromosomen wurden auch diejenigen gezählt, bei denen in Abhängigkeit von der Präparation ein mehr oder weniger deutlicher kurzer Arm in Erscheinung tritt (siehe Abb. 1a—c), ohne daß es sich bereits um ein subakrozentrisches Chromosom handelte.

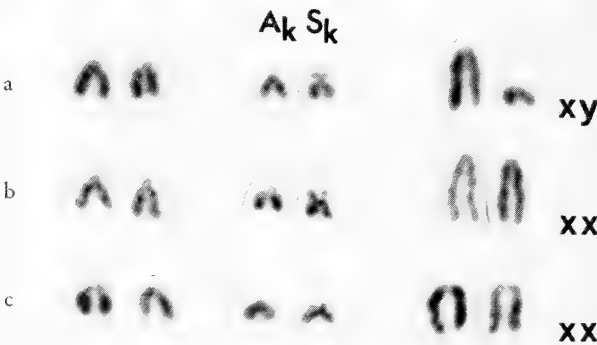


Abb. 3 a—c. Strukturheterozygotie des kleinen Chromosoms Nr. 13 ( $A_k/S_k$ ). Aufreihung der Chromosomen Nr. 12 und 13 sowie der Geschlechtschromosomen aus Metaphasen von 3 Tieren — a. Tier 108, männlich — b. Tier 110, weiblich — c. Tier 109, weiblich

**Variabilität der Chromosomenzahl:** Die Variation der Chromosomenzahlen von 42 bis 48 beruht auf einer unterschiedlichen Zahl von me-

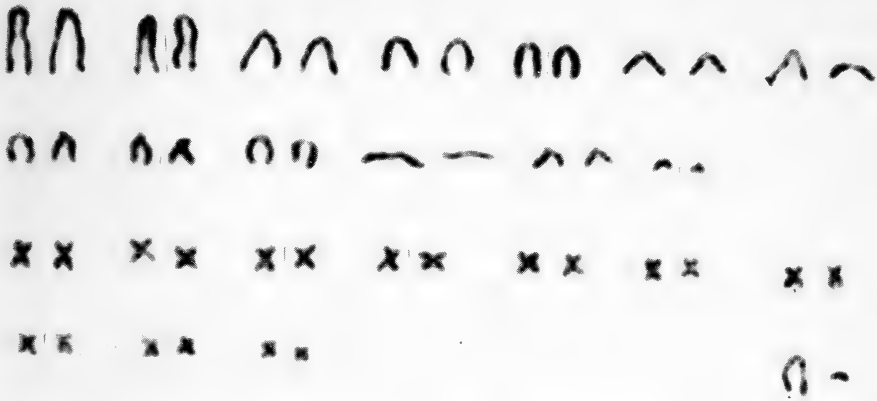


Abb. 4. Karyogramm aus Metaphase von Knochenmark. Tier 107, männlich.  $2n = 48$ ; Strukturheterozygotie der Chromosomenpaare Nr. 9 und Nr. 13

tazentrischen Chromosomen. Gegenüber dem Grundtypus des Chromosomensatzes mit 42 (Abb. 1a) besaßen die untersuchten Tiere mit höherer Chromosomenzahl jeweils zusätzliche metazentrische Chromosomen (Spalte M, Tab. 1, Abb. 1a–c, 4). Die Extrachromosomen traten mit einer Ausnahme als zusätzliche Paare auf, so daß die diploiden Chromosomensätze geraden Zahlen entsprachen. Die Ausnahme betraf das Tier 48 (Tab. 1, Abb. 2). Bei ihm war die ungerade Gesamtchromosomenzahl von 43 gegenüber dem „Grundtypus“ von 42 Chromosomen durch die Anwesenheit nur eines einzelnen metazentrischen Extrachromosoms verursacht.

**Strukturheteromorphie:** Fünf der elf untersuchten Hausratten besaßen nur akro- oder metazentrische Chromosomen (Tab. 1: Tier 76, 80, 111, 113 und 57). Dagegen fand sich bei den übrigen Tieren, entweder homozygot (Tab. 1: Tier 48, Abb. 2) oder heterozygot (Tab. 1: Tier 109, 108, 110, 112, 107; Abb. 3–5) an der Stelle des Chromosoms Nr. 9 oder des kleinsten (akrozentrischen) Chromosoms Nr. 13 ein subakrozentrisches Chromosom ( $S_m$ , s. Abb. 5, bzw.  $S_k$ , s. Abb. 3).

**Intraindividuelle Variation der Chromosomenzahl (Mosaizismus):** Bei zwei Ratten (Tab. 1: Tier 108 und 107) fanden sich nebeneinander Metaphasen mit unterschied-



Abb. 5 a–c. Strukturheterozygotie des Chromosoms Nr. 9 ( $A_m/S_m$ ) bei Tier 107. Aufreihung der Chromosomen Nr. 8–10 und der Geschlechtschromosomen aus drei Metaphasen mit je  $2n = 48$

lichen Chromosomenzahlen. Das Tier 108 besaß unter den ausgewerteten Metaphasen neben überwiegenden Chromosomensätzen mit 44 Chromosomen auch eine beachtliche Anzahl von Zellen mit 43 Chromosomen (Tab. 1), die übereinstimmend ein mittelgroßes akrozentrisches Chromosom ( $A_m$ ) weniger besaßen als die Metaphasen mit 44 Chromosomen. Bei dem Tier 107 waren vier verschiedene Gruppen von Metaphasen zu beobachten, nämlich sowohl solche mit 48 (Abb. 4) als auch andere mit 47 und 46 Chromosomen. Bei den Metaphasen mit 47 Chromosomen fehlte gegenüber denjenigen mit 48 entweder ein  $A_m$ - oder ein  $A_k$ -Chromosom; die Metaphasen mit 46 Chromosomen hatten gegenüber denjenigen mit 48 Chromosomen zwei mittelgroße akrozentrische Chromosomen ( $A_m$ ) weniger.

### Diskussion

Die untersuchte kleine Population der Hausratte war oekologisch und nach ihren morphologischen-taxonomischen Merkmalen sehr einheitlich. Die einzelnen Tiere gehörten sämtlich der Subspecies *R. rattus thai* KLOSS, 1917 an. Dennoch waren Unterschiede der Chromosomenzahl zwischen 42 und 48 und bei einem Teil der untersuchten Ratten eine Heteromorphie bestimmter Chromosomen festzustellen. Ein ROBERTSONscher Mechanismus einer Fusion akrozentrischer Chromosomen spielt für die geschilderte Zahlvariation keine Rolle. Dies steht im Gegensatz zu der Bedeutung dieses Mechanismus für die von YOSIDA und Mitarbeiter (1969), BIANCHI und Mitarbeiter (1969) und CAPANNA und CIVITELLI (1969) beobachtete Reduktion der Chromosomenzahl ozeanisch-australischer, südamerikanischer und mediterraner Populationen von *R. rattus* auf 38 verglichen mit dem „Standardtypus“ von 42 Chromosomen. Die Variabilität der Chromosomenzahl der hier untersuchten nordthailändischen Population ließ sich vielmehr bei Zugrundelegung des Karyotypus mit 42 Chromosomen auf metazentrische Extra-Chromosomen zurückführen. Es ist bemerkenswert, daß bei sechs der sieben beobachteten Ratten mit Werten über 42 eine gerade Gesamtchromosomenzahl, also offenbar ein paarweises Auftreten der metazentrischen Extra-Chromosomen, zu verzeichnen war. Denn in der eng zusammenlebenden Population, der acht der elf untersuchten Tiere angehörten, wären auch  $F_1$ -Heterozygote der geraden Zahlgruppen von 42 bis 48 zu erwarten gewesen. Wenn auch das Kollektiv zu klein ist, um daraus mathematisch-signifikante Wahrscheinlichkeiten abzuleiten, so scheint dennoch die Bevorzugung der Karyotypen mit paarigen Extra-Chromosomen außerhalb einer Zufälligkeit zu liegen, um so mehr, als die einzige Ratte mit der ungeraden Chromosomenzahl von 43 als eines der Einzeltiere außerhalb der engeren Population der übrigen Tiere gefangen wurde.

Auch RAY-CHAUDHURI und Mitarbeiter (1968) und YONG und DHALI WAL (1970) haben bei Einzelexemplaren von asiatischen Hausratten höhere Chromosomenzahlen als 42, nämlich 43 und 44, gefunden, ebenso wie HSU und PAULETE-VANRELL (in litt.). YONG und DHALI WAL (1970) ließen offen, ob das von ihnen in einem Fall beobachtete Extrapaar eines metazentrischen Chromosoms einer doppelten Trisomie zweier verschiedener metazentrischer Chromosomen entsprach. Diese Deutung wird nach den jetzt vorgelegten Befunden einer größeren, über einen Einzelfall hinausgehenden Variabilität der Zahl der metazentrischen Chromosomen und in Anbetracht des gehäuften paarweisen Auftretens der Extrachromosomen ganz unwahrscheinlich. Es ist weit eher davon auszugehen, daß die Extrachromosomen der untersuchten Population von *R. rattus thai* zusätzliche Elemente ohne wesentliche genetische Aktivität darstellen. Sie lassen sich als B-Chromosomen (s. JOHN und LEWIS, 1968) auffassen, wie sie für zahlreiche Pflanzen und einige niedere Tiere, aber vereinzelt auch für Vertebraten (NUR und NEVO, 1969) als zusätzliche, den A-Chromosomen untergeordneten Chromosomen



bekannt sind. Bei Säugetieren ist bisher nur bei dem australischen Marsupialier *Schoinabates volans* (HAYMAN und MARTIN, 1965) und beim Silberfuchs (GUSTAVSSON und SUNDT, 1967; GUSTAVSSON, pers. Mittlg.) das Vorkommen von 2 bis 6 kleinen (Sch. *volans*) oder 1 bis 4 punktförmigen (Silberfuchs) Extra- bzw. B-Chromosomen beschrieben.

Die Hypothese von überzähligen, genetisch inaktiven Chromosomen von der Art von B-Chromosomen bei *R. rattus* bedarf weiterer Klärung durch einen Vergleich des Chromosomensatzes der somatischen Zellen und derjenigen der Linie der Keimzellen. Durch autoradiographische Analyse nach  $^3\text{H}$ -Thymidin-Injektion wäre ferner die Frage zu beantworten, ob die überzähligen Chromosomen eine iso- oder allozyklische DNS-Replikation besitzen.

YOSIDA und Mitarbeiter hatten bereits 1965 für das erste große Autosomenpaar der Hausratte eine Chromosomenheteromorphie mit Vorkommen eines akrozentrischen und eines subakrozentrischen Typus beschrieben. Dem fügt sich nach einer späteren Untersuchung von YOSIDA und Mitarbeiter (1969) der Befund einer ähnlichen Heteromorphie auch für das 9., etwa mittelgroße Autosomenpaar an. In der in dieser Mitteilung untersuchten Population aus Nordthailand ist das größte Autosomenpaar immer akrozentrisch. Es findet sich jedoch ein entweder akro- oder subakrozentrisches Autosom von der Größe eines Chromosoms Nr. 9, das jeweils homozygot oder heterozygot auftritt. Darüber hinaus wies auch das kleine Autosomenpaar Nr. 13 eine Heteromorphie auf, denn bei fünf der untersuchten elf Ratten war ein kleines subakrozentrisches Chromosom in heterozygotem, bei einer Ratte in homozygotem Status vorhanden. Damit ist für mindestens drei Autosomen der Hausratte eine Strukturvariation nachgewiesen. Vielleicht gilt diese Möglichkeit noch für ein anderes Autosom: denn der von BIANCHI und Mitarbeiter (1969) in deren Abb. 1 dargestellte, jedoch in dieser Hinsicht nicht diskutierte Chromosomenbefund bei südamerikanischen Hausratten ließe sich so deuten, daß auch ein weiteres, sonst akrozentrisches, ziemlich kleines Autosomenpaar eine subakrozentrische Konfiguration besitzen kann. In allen Fällen müssen die beobachteten Strukturunterschiede als Folge einer perizentrischen Inversion angesehen werden. Dieser weit verbreitete Mechanismus der evolutiven Umgliederung der Karyotypen ist demnach für den intraspezifischen Polymorphismus der Hausratte ebenfalls bedeutsam.

Bei zwei der elf untersuchten Hausratten enthielt das Knochenmark, offenbar im Rahmen eines Mosaiks, Zellen mit zwei (Tier 108) bzw. vier (Tier 107) Karyotypenmustern. Es fanden sich jeweils zusätzliche Stammlinien mit geringerer Chromosomenzahl, die sich von dem Grundtypus mit 44 bzw. 48 Chromosomen durch das Fehlen von mittelgroßen akrozentrischen Chromosomen ( $A_m$ ), einmal auch durch das Fehlen eines kleinen akrozentrischen Chromosoms, unterschieden. Eine Vortäuschung unterschiedlicher Stammlinien durch artifizielle Chromosomenverluste der Metaphasen ist unwahrscheinlich, da die Gruppen von aberranten Metaphasen jeweils im gleichen Detail des Karyotypus übereinstimmend abwichen. Der somatische Mosaikstatus ist in diesen beiden Fällen offensichtlich Folge einer mitotischen *non-disjunction*, zu deren Zustandekommen vielleicht auch die Heteromorphie einzelner Autosomen beigetragen hat.

Die Hausratte, *R. rattus*, ist demnach eine Species mit einem bemerkenswerten Chromosomenpolymorphismus komplexer Art. Neben der ROBERTSON'schen Karyotypvariation, über die YOSIDA und Mitarbeiter (1965, 1969), BIANCHI und Mitarbeiter (1969) u. a. bei dieser Species berichteten, ist ein struktureller Polymorphismus durch perizentrische Inversion einzelner Autosomen von Bedeutung und gemäß den in dieser Mitteilung geschilderten Beobachtungen eine für Säugetiere noch kaum bekannte Variation durch *überzählige Autosomen*.

Das Ausmaß des Chromosomenpolymorphismus und die Überlagerung verschiedener Mechanismen der Karyotypvariation spricht dafür, daß sich die ubiquitär verbreitete Species *R. rattus* in einem lebhaften, fast explosiven Prozeß karyotypischer Aufglie-

derung befindet, der möglicherweise durch vielfache lokale Anpassungsbedürfnisse gefördert wird. Das Vorkommen zahlreicher, mehr oder minder isolierter Subspecies oder Lokalformen wird dadurch in seiner Bedeutung besser verständlich. Im übrigen ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß das Prinzip von Extrachromosomen im Rahmen von vielfachen und sich überlagernden Mechanismen der Karyotypvariation auch bei anderen Species und in anderen Zusammenhängen der Karyotypevolution eine Rolle spielt.

### Zusammenfassung

Bei Chromosomenuntersuchungen an 11 Ratten einer oekologisch einheitlichen Population von *R. rattus* aus Thailand fanden sich Zahl- und Strukturunterschiede der Chromosomensätze. Die diploiden Werte der somatischen Chromosomensätze variieren zwischen 42 und 48. Dieser intraspezifische Polymorphismus der Chromosomenzahl beruht auf der Anwesenheit überzähliger Autosomen ähnlich B-Chromosomen. Einige der untersuchten Tiere wiesen einen strukturellen Polymorphismus einzelner Chromosomen auf, der sich durch perizentrische Inversionen erklärt. Schließlich fand sich bei zwei Tieren ein somatischer Mosaikstatus. Eine ROBERTSON'sche Chromosomenvariation spielte in der untersuchten Population keine Rolle.

Die in der Literatur bekannt gewordenen Befunde über ROBERTSON'sche Chromosomenvariationen und die hier mitgeteilten Beobachtungen zeigen, daß die Hausratte (*R. rattus*) eine Species mit ausgeprägtem, *komplexem* Chromosomenpolymorphismus darstellt. Sie sprechen dafür, daß sich diese Species in einem Zustand lebhafter chromosomaler Aufgliederung und Karyotypevolution befindet.

### Summary

#### *Chromosome polymorphism by extra-autosomes*

Cytogenetic studies of an ecologically uniform population of the house rat (*R. rattus*) in Northern Thailand revealed a peculiar type of intraspecific variation of the chromosome number hitherto almost unknown in mammals. This polymorphism is due to metacentric extra-autosomes. Additional structural heteromorphism of two medium or small sized autosomal pairs was shown to occur in part of the animals. Furthermore, somatic mosaicism was observed in two specimens within the series of eleven rats studied.

Together with previous findings of populational cytogenetic variation due to heteromorphism of the largest autosomal pair and to Robertsonian changes as described recently by various authors, the observations presented in this study show that the house rat is a highly polymorphic species displaying concurrent mechanisms of karyotype variation. It may be assumed that the species of *R. rattus* is involved in a process of rapid chromosomal evolution, perhaps on an adaptive background.

### Literatur

- BIANCHI, N. O., PAULETE-VANRELL, J., and DE VIDAL RIOJA, L. A. (1969): Complement with 38 Chromosomes in Two South American Populations of *Rattus rattus*. *Experientia* **25**, 1111—1112.
- CAPANNA, E., and CIVITELLI, M. V. (1969): An endemic population of *Rattus rattus* (L.) with a 38 chromosome complement. *Pers. comm.* (MCNL **10**, Nr. 4, October 1969).
- GROPP, A. (1969): Cytologic mechanisms of karyotype evolution in insectivores. In: *Comparative Mammalian Cytogenetics*. Ed.: K. Benirschke, Springer-Verlag, New York.
- GROPP, A., CITOLER, P., and GEISLER, M. (1969): Karyotypvariation und Heterochromatinstmuster bei Igel (*Erinaceus* und *Hemiechinus*). *Chromosoma* (Berl.) **27**, 288—307.
- GROPP, A., TETTENBORN, U., und LEHMANN, E. VON (1970): Chromosomenvariation vom Robertson'schen Typus bei der Tabakmaus, *M. poschiavinus*, und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus. *Cytogenetics* **9**, 9—23.
- GUSTAVSSON, I., and SUNDT, C. O. (1967): Chromosome elimination in the evolution of the silver fox. *J. Hered.* **58**, 75—78.
- HAYMAN, D. L., and MARTIN, P. G. (1965): Supernumerary chromosomes in the marsupial *Schoinabates volans* (Kerr). *Austr. J. Biol. Sci.* **18**, 1081.
- Hsu, T. C., and MEAD, R. A. (1969): Mechanisms of chromosomal changes in mammalian speciation. In: *Comparative Mammalian Cytogenetics*. Ed.: K. Benirschke, Springer-Verlag New York.

- JOHN, B., and LEWIS, K. R. (1968): The Chromosome Complement. *Protoplasmatologia*. Handbuch der Protoplasmaforschung, Bd. VI, Springer-Verlag, Wien — New York.
- MAKINO, S. (1943): Studies on the murine chromosomes. III. A comparative study of chromosomes in five species of *Rattus*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. VI, Zool.* **9**, 19—57.
- MATTHEY, R. (1956): La formule chromosomique de quelques Murinae (Murida — Rodentia — Mammalia). *Arch. Jul. Klaus-Stiftung* **31**, 294—306.
- (1959): Les chromosomes des Mammifères euthériens Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique. *Arch. Jul. Klaus-Stiftung* **33**, 253—297.
- (1964): La signification des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation. Étude cytogénétique du sous-genre *Leggada* Gray (Mammalia-Muridae). *Arch. Biol.* **75**, 169—206.
- (1966): Le polymorphisme chromosomique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus *Rev. Suisse Zool.* **73**, 585—607.
- NADLER, Ch. F. (1969): Chromosomal Evolution in Rodents. In: *Comparative Mammalian Cytogenetics*. Ed.: K. Benirschke, Springer-Verlag, New York.
- NUR, U., and NEVO, E. (1969): *Caryologia* **22**, 97.
- RAY-CHAUDHURI, S. P., RANGINI, P. V., and SHARMA, T. (1968): Karyological studies of 16 species of Indian mammals. *Pers. comm. (MCNL)*, **9**, Nr. 2, April 1968).
- WHITE, M. J. D. (1968): New concepts suggest that the classical sympatric and allopatric models are not the only alternatives. *Science* **159**, 1065—1070.
- YONG, H. S. (1969): Karyotypes of Malayan Rats (Rodentia-Muridae, Genus *Rattus* Fischer). *Chromosoma (Berl.)* **27**, 245—167.
- YONG, H. S., and DHALIWAL, S. S. (1970): Chromosomal polymorphism in the Malayan house rat, *Rattus (rattus) diardii* (Jentik). *Pers. comm. (MCNL)*, **11**, Nr. 1, January 1970).
- YOSIDA, T. H., NAKAMURA, A., and FUKAYA, T. (1965): Chromosomal polymorphism in *Rattus rattus* (L.) collected in Kusudomari and Misima. *Chromosoma (Berl.)* **16**, 70—78.
- YOSIDA, T. H., TSUCHIYA, K., IMAI, H., and MORIWAKI, K. (1969): New chromosome types of the black rat, *Rattus rattus*, collected in oceania and F<sub>1</sub> hybrids between Japanese and Australian rats. *Japan. J. Genetics* **44**, 89—91.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. A. GROPP, 53 Bonn-Venusberg, Pathologisches Institut der Universität

## Contribution to the knowledge of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Greece, with a description of a new subspecies

By JOHN C. ONDRIAS

*Zoological Laboratory, University of Patras, Greece<sup>1</sup>*

*Eingang des Ms. 10. 6. 1970*

The taxonomy of the Lesser White-toothed Shrew *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 in Greece and in the southern part of the Balkan Peninsula is not well known. MILLER (1912) has assigned two specimens from Corfu to the central European subspecies *C. s. mimula* Miller, 1901, which according to NIETHAMMER (1962) belong to the Italian subspecies *C. s. debauxi* Dal Piaz, 1925. The similarity of the specimens from Corfu to those from Italy has been noted also by WITTE (1964), who considers specimens from Dalmatia similar to these also. Specimens from Mt. Olympus, Thessaly

<sup>1</sup> With the support of the National Hellenic Research Foundation and the Alexander-von-Humboldt-Stiftung, Bad Godesberg.

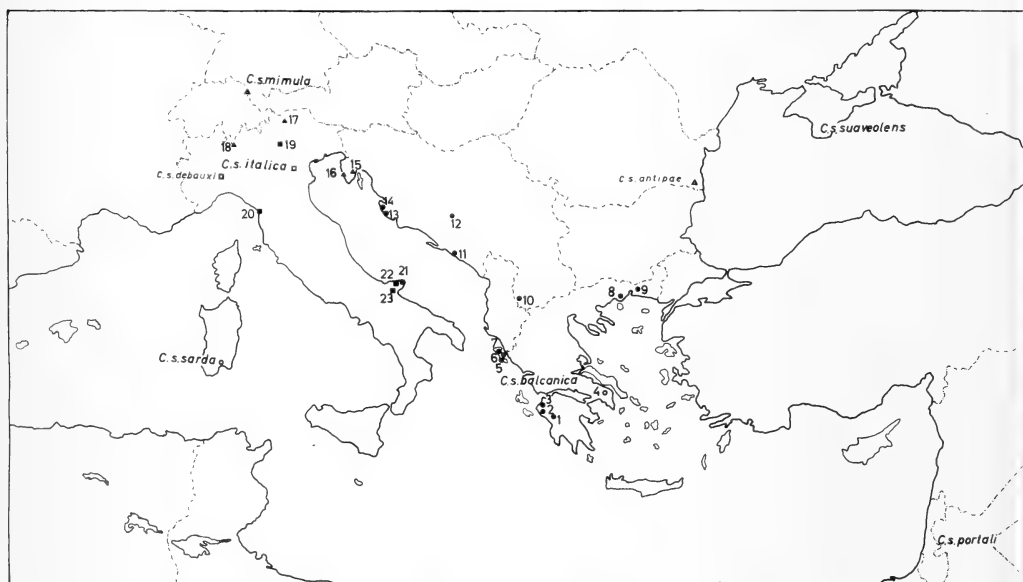
and Dirphys Mt., Euboea have been assigned to the central European subspecies by CHAWORTH-MUSTERS (1932) and WOLF (in PEUS, 1958). HOWEVER KAHMANN (1964) does not assign specimens from Peloponnesus to any subspecies.

MARKOV (1957) accepts in addition to *C. s. mimula*, which is distributed in the northwest part of Bulgaria, the subspecies *C. s. antipae* Matschie, 1901 which occurs in the southern and eastern part of that country. However according to ATANASSOV and PESCHEV (1963) the characteristics are not sufficient to distinguish these two subspecies, while VASILIU and SOVA (1968) consider *C. s. antipae*, of which the type locality is Siulnita and Barza, Rumania, as synonymous to *C. s. mimula*. DULIC (1961) accepts that the central European subspecies *C. s. mimula* occurs in Istria, Yugoslavia and not the Italian subspecies *C. s. italica* CAVAZZA, 1912 (= *C. s. debauxi* Dal Piaz, 1925), which might be supposed with regard to its geographical position.

In the present paper specimens from Greece are assigned to a new subspecies *C. s. balcanica* (see page 379), which is distributed in the southern part of the Balkan Peninsula. The new subspecies has a greater condylobasal length and tail length compared to the central European subspecies *C. s. mimula* Miller, 1901 and differs from the geographically disadjacent subspecies *C. s. italica* CAVAZZA, 1912 (= *C. s. debauxi* Dal Piaz, 1925) by having lighter upper and under parts as well as a bicolored tail.

In the present study the taxonomy and the variation of *C. s. suaveolens* from Greece were studied, based on specimens, which were collected in Greece (Fig. 1). In addition to them, specimens from Yugoslavia, Italy and Germany were examined as comparative material (page 375).

All measurements are in millimeters and numbers refer to specimens, which are mentioned in the text under the following abbreviations; Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M. (SMF), Zoological Laboratory of the University of Patras (ZLUP), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (MAKB), Zoologische Staatssammlung, München (ZSM), and specimens from the private collections of Dr. Jochen Niethammer, Bonn (JNB), and Dr. H. Richter, Dresden (HRD).



Subspecies of *Crocidura suaveolens*. Empty symbols represent type localities of the indicated subspecies. Numbered solid symbols represent localities from which specimens of the corresponding subspecies are examined in this paper (see page 380)

The body and skull measurements are mentioned in the text under the following abbreviations in order to simplify tabulations (Table 1 and 2) and were taken in the way as it is given below.

1. Total length (head-body-tail HBT): from the tip of the nose to the tip of the tail excluding the terminal hairs. 2. Head and body length (HB): it is calculated from the total length minus the tail length. 3. Tail length (TL): from the anus to the tip of the tail excluding the terminal pencil. 4. Hind foot (HF): from the extremity of the heel behind the os calcis to the extremity of pulp of the longest digit. 5. Ear length (EL): from the lower edge of the ear aperture to the tip of the pinna excluding hairs. 6. Weight (W): in grams. 7. Greatest skull length (GSL): the greatest anteroposterior diameter of the skull taken from the most projecting point at each extremity in which the most projecting points of the incisors are included. 8. Condylobasal skull length (CBL): from the posterior extremity of the condyle to the anterior extremity of the premaxillary. 9. Palate length (PL): from the anterior extremity of the premaxillary to the posterior margin along the midline. 10. Palate width (PW) the maximal width across the palate at the region of molars. 11. Breadth of braincase (BB): the width of the braincase at the posterior roots of the zygomatic arches. 12. Length of upper tooththrow-1 (UT-1): from the posterior molar to the extreme tip of the anterior incisor. 13. Length of upper tooththrow-2 (UT-2): from the posterior molar to the anterior extremity of the premaxillary. 14. Interorbital constriction (IC): the smallest distance across the skull between the orbits. 15. Length of mandible (LM): from the angular process of the mandible to the most anterior part of the mandible excluding the incisor. 16. Length of lower tooththrow (LT): from the posterior molar to the extreme tip of the lower incisor. 17. Preorbital width (PRW): the smallest width across the skull between the preorbital foramen.

The coloration of the pelage of the specimens is given by direct comparison with the colour plates of RIDGWAY (1912) and according to his terminology.

The coloration of the winter pelage of the adult specimens from Kryonerion, Attica taken in December and March, as well as, in April is brown on the upper parts of the head and body hair, ranging from olive brown to dark olive. The individual hairs of the back are slate grey at the proximal part, brownish at the distal part with increasing intensity of brownness toward their tips. The coloration of the young specimens taken in March and April is darker and greyer on the upper parts tending to be not much different from the slate grey coloration of its underfur. The pelage of one specimen taken on April 5, shows on the dorsal side of the head, in the area between the ears and forward to the front, a concentration of pigment in the shape of an elongated projection. A similar pigmented path, but larger, is not sharply defined from the coloration of the upper parts along the sides. The flanks and abdominal region are covered with ash grey, due to the ash grey colour of the tips of the hairs, which is superimposed on the slate grey coloration of their bases.

The ears protrude markedly from the fur, almost naked olive brown. The feet in specimens taken in March are covered with dirty greyish white ranging from vinaceous buff to avellanous, while specimens taken in December are greyer, ranging from drab to smoke grey. The coloration of the tail is olive brown to dark olive above, light grey, olive to pale smoke grey below, tending to be obscurely bicolor to bicolor or having only the under proximal part more lightly colored.

The coloration of the summer pelage of the specimens taken in August and September varies in the upper parts from buffy brown to olive brown. In the under parts, the abdominal region, the breast and the throat, the coloration varies from light to slate grey turning progressively along the flanks and the sides of the body, to the coloration of the upperparts. The abdominal hairs are slate grey at the base becoming lighter grey whitish at their tips with a yellowish tone distributed locally or on the whole belly, although in some specimens the hairs of the chest, throat and chin are devoid of any slate grey coloration turning to whitish at their bases. Specimens collected in Olympia, in Kavassila (SMF), in Varda (ZLUP), in Peloponnesus on September 7, 8, and 17 respectively are still ranging in summer pelage. The upper parts of the feet are olive buff and wood brown to smoke grey. The fur of the upper parts of the tail is darker in colour and has sparsely distributed longer whitish hairs.

In the examined specimens the coloration of the summer pelage of those taken in August is distinguished by the lighter coloration compared to specimens taken in winter and spring, in the months of December, March and April.

In the coloration of the upper parts, specimens from Mt. Gargano, Italy (MAKB), collected in May, June and August, are darker brown compared with the lighter brown to grey brown specimens from Greece, collected in August and September. In the coloration of the under parts, the specimens from Gargano are greyer compared to the light greyish with a yellowish tone on the underpart and with whitish colored throat and chin specimens from Greece. Specimens from Yugoslavia (SMF), taken from Ohrid and Sarajevo on 17th and 27th of September, from Ombla Tal, Dubrovnik (MAKB) between the 7th and 9th of June and from Sarajevo being in summer pelage, resemble the specimens from Greece rather than the specimens from Gargano, Italy. Specimens from Corfu, taken on 21st, 23rd and 24th of April (CNB) being in summer pelage are devoid of the browning tone and are darker and greyer on the upper parts compared to the specimens from Gargano (MAKB). On the under parts, they are similar to the specimens from Gargano by being greyer and not having the whitish throat and chin, as are the specimens from west Yugoslavia and Greece.

The coloration of the summer pelage of the specimens collected on the mainland of Greece, with the light grey under parts and the superimposed yellowish tone on the belly and throat and whitish colored throat and chin, is the same as in the specimens from southern Yugoslavia and Dalmatia. However the specimens from Corfu have the yellowish tone less expressed on the under parts, in which feature, they resemble more the specimens from Gargano, Italy (*C. s. italica*), but from which they are distinguished on the basis of the lighter colored underpart of the tail, wherein they resemble the specimens from the southern and western parts of the Balkan peninsula (*C. s. balcanica*). Von LEHMANN (1963) has also observed that specimens from Vaduz, Liechtenstein (*C. s. mimula*) are overlaid on the breast with yellowish coloration as are specimens from Lugano Lake. One male specimen in summer pelage from Porlezza Como, North Italy (SMF 5680) exhibits the yellowish coloration on the under parts as do the specimens from Lugano Lake, according to the description of VON LEHMANN (1963), and which is more brownish in the upperparts with bicolored tail. Similar to the specimens from Porlezza is also one specimen from Meran, South Tirol, Italy (JNB 880). I consider both these specimens as belonging to the central European subspecies (*C. s. mimula*), as exhibiting a bicolored tail, although they have large condylobasal length (17.7 mm). Very probably they come from the region from which the large Italian subspecies (*C. s. italica*) comes, in contact to the central European subspecies (*C. s. mimula*).

In the under parts the series of specimens from Greece are lighter and greyer compared to the dark grey specimens from Toskana, Italy. The coloration of the belly is becoming lighter, grey whitish forward on the throat and whitish in the chin. In this feature a series of six specimens from Ohrid, Macedonia also agrees except that one of them (SMF 23 611) is darker. However, also, this is easily distinguished from the specimens from Italy, on the basis of the bicolored tail. The whitish tone on the throat and especially in the chin is well expressed in specimens from Zadar, Polienik (SMF) and Ombla-Tal (MAKB) Dalmatia. Specimens from northern Italy, Calliano and Trento (*C. s. italica*) are distinguished from the specimens from Istria (*C. s. mimula*) and the specimens from the southwest of Yugoslavia and Greece (*C. s. balcanica*) by the uniform coloration of the tail.

The feet of the specimens taken in March are covered with dirty greyish white ranging from vinaceous buff to avellaneous, while specimens taken in December are greyer, ranging from drab to smoke grey. In the coloration of the feet the specimens from Kryonerion (Attica) are similar to specimens from Olympia, Kavassila (Peloponnesus), from Ohrid (Macedonia), Ombla-Tal, Zadar and Biograd (Dalmatia). Speci-

mens from Corfu have the upper parts of the feet greyer and whiter compared to the specimens from Toskana, Italy. In a series of specimens from Toskana, Italy (JNB) the coloration of the upperparts of the feet are distinctly browner. In this feature the specimens from Corfu resemble more the specimens from Italy than the specimens from Greece. In specimens from Istria (*C. s. mimula*) the coloration of the upper parts of the feet is more similar to that of the specimens of the western and southern parts of the Balkan Peninsula than to specimens from Toskana. However specimens in summer pelage from Mt. Gargano, Italy, (MAKB) have the upper part of the feet whiter and greyer colored than the specimens in winter pelage from Toskana (JNB). In this feature the previous specimens in the summer pelage from May, resemble to specimens from the Balkan Peninsula from which however they can be separated on the basis of the coloration of the tail.

The bicolored tail of the specimens from Kryonerion, Attica, which have the whole or part of the under parts of the tail lighter colored, compared to the coloration of the upper part, occurs also in the specimens from Peloponnesus, Macedonia, Thrace and Corfu, as well as in specimens from the southern and western parts of Dalmatia, Yugoslavia. Specimens from Olympia, Kavassila (Peloponnesus), Ohrid, Macedonia and Thrace; Ombla-Tal, Polienik, Zadar, Biograd (Dalmatia) have the under part of the tail lighter colored compared to its upper parts. In most of the cases the whole under part of the tail is lighter colored compared to its upper part, in a such a way that by describing it, one should attribute different coloration to the upper and under part of the tail. The coloration of the tail of specimens of *C. s. italica* from Mt. Gargano is unicolor. In a series of 28 specimens from Toskana (JNB) only 4 have an indication of slightly lighter colored under part of the tail. Specimens from Calliano, Trento have also the unicolor tail. However two specimens from the extreme northern Italy, which belong to intermediate forms between *C. s. mimula* and *C. s. italica* show a difference from the previous specimens from the northern and southeastern parts of Italy as fellows: the proximal underpart of the tail of one of them ( $\delta$  Porlezza, Como) is lighter colored, while the other ( $\delta$  Meran, South Tirol, Italy) is slightly bicolored.

In head body length, specimens from Kryonerion range from 53 to 75 mm and average 63 mm,  $n = 23$ . In this range of variation fall the measurements given by MARKOV (1962 and 1964) from southern Bulgaria ( $\bar{x} = 64.4$  mm, 58–68 mm,  $n = 10$  and  $\bar{x} = 64.5$  mm, 55–74 mm,  $n = 18$ ), by FELTEN and STORCH (1965) from southwestern Yugoslavia (57.7 mm, 52–60 mm,  $n = 6$  and 63.8 mm, 60.0–70.5 mm,  $n = 3$  respectively), and by WITTE (1964) from Dubrovnik, Dalmatia (66–75 mm,  $n = 2$ ).

In tail length, specimens from Kryonerion average 42.5 mm and range from 36 to 51 mm,  $n = 24$ , while specimens from Thrace range still larger 38 to 58 mm,  $n = 4$ . This is in accordance with specimens from central Greece ( $\bar{x} = 40$  mm, 32.5–44.0 mm,  $n = 4$ , RICHTER, 1966), from Peloponnesus ( $\bar{x} = 39$  mm, KAHMANN, 1964), from Corfu (41.4 mm, 38–43 mm,  $n = 8$ , NIETHAMMER, 1962), from southwestern Bulgaria ( $\bar{x} = 40.5$  mm, 37–43 mm,  $n = 10$ ), from Istanbul and Izmir, Turkey ( $\bar{x} = 38.7$  mm, 35–42 mm,  $n = 10$ , OSBORN, 1965). However specimens from southeastern Bulgaria ( $\bar{x} = 36.3$  mm, 32.3–40.0 mm,  $n = 18$ , MARKOV, 1964) and central Bulgaria ( $\bar{x} = 34.7$  mm, 30–39 mm,  $n = 23$ ;  $\bar{x} = 30.5$  mm, 22–40 mm,  $n = 24$ , MARKOV, 1957) average and range smaller in tail length.

Statistically smaller compared to the Greek specimens in tail length average and range specimens from Austria (*C. s. mimula* :  $\bar{x} = 34.6$  mm, 31–38 mm,  $n = 15$ , BAUER, 1960), from Poland (*C. s. suaveolens* :  $\bar{x} = 32.9$  mm, 30–37 mm,  $n = 31$ , HUMINSKI and WOJCIN-MIGALA, 1967) and from Russia (*C. s. suaveolens* :  $\bar{x} = 29.04$  mm, 25.5–33.5 mm;  $\bar{x} = 29.3$  mm, 26.5–32.0 mm, OGNEV, 1928).

In a comparison of the tail length of a series of specimens from Dresden and Thazardt, Germany (*C. s. mimula* :  $\bar{x} = 35.44$  mm, 31–41 mm,  $n = 18$ ), with those

from Kryonerion, Greece (Table 2) a considerable statistical difference has been proved because the calculated value of  $t$  (5.26) is greater than  $t$  (0.01) = 2.75 for 40 degrees of freedom. Since the difference is significant at the 1 per cent level, the difference in tail length reflects a real difference between the population from Kryonerion, Attica, Greece (*C. s. balcanica* and that of *C. s. mimula*).

The measurements of the hind foot length (HF) and ear length (EL) and the weight of the specimens from Greece are given in Table 1 and 2.

The average values and range of variations of the skull measurements of the specimens from Greece, are similar to those from southern Yugoslavia and Bulgaria. There is no statistical difference in skull measurements among the specimens from Greece, Bulgaria and the southern and western parts of Yugoslavia.

In condylobasal length the examined specimens from Kryonerion, Attica average 17.1 mm and range from 16.5–18.0 mm,  $n = 18$ , while four specimens from Thrace range from 17.2–18.0 mm. These measurements are in agreement with specimens taken in the Peloponnesus (17.0–17.6 mm,  $n = 5$ , KAHMANN, 1962), from central Greece ( $\bar{x} = 17.68$  mm, 17.5–18.0 mm,  $n = 4$ , RICHTER, 1966), from Corfu ( $\bar{x} = 17.2$  mm, 16.4–18.2 mm,  $n = 10$ , NIETHAMMER, 1962), from Macedonia ( $\bar{x} = 17.2$  mm, 16.8–17.6 mm,  $n = 6$ , FELTEN and STORCH, 1965), from Dalmatia ( $\bar{x} = 17.4$  mm, 17.1–17.7 mm,  $n = 3$ ), from Sarajevo ( $\bar{x} = 17.1$  mm, 16.3–17.7 mm,  $n = 14$ , WITTE, 1964), from southwestern Bulgaria ( $\bar{x} = 17.35$  mm, 16.0–17.8 mm,  $n = 10$ , MARKOV, 1964), from Bulgaria ( $\bar{x} = 17.0$  mm, 16.0–18.0 mm,  $n = 21$ ;  $\bar{x} = 17.0$  mm, 16.0–17.5 mm,  $n = 25$ , MARKOV, 1957), from Istanbul and Izmir, Turkey ( $\bar{x} = 17.4$  mm, 16.7–18.4 mm,  $n = 10$ , OSBORN, 1965).

However specimens from Istria, northwestern Yugoslavia ( $\bar{x} = 16.6$  mm, 16.4–17.1 mm,  $n = 8$ , DULIC, 1961), from Austria ( $\bar{x} = 16.5$  mm, 15.9–17.3 mm,  $n = 26$ , BAUER, 1960), from Switzerland (16.0–17.4 mm,  $n = 5$ , MILLER, 1912), from BAVARIA ( $\bar{x} = 16.9$  mm, 16.6–17.3 mm,  $n = 13$ , KAHMANN, 1952) belong to the central European subspecies *C. s. mimula* Miller, 1901, for which type locality is Züberwangen, St. Gallen, Switzerland. ELLERMANN and MORRISON-SCOTT (1951) think that *C. s. mimula* is extended to Yugoslavia, Bulgaria, Greece and Italy. In the present paper it is considered that the smaller sized subspecies *C. s. mimula* is extended only to northern Italy, northern and northeastern Yugoslavia, and northern Bulgaria, while the larger sized subspecies *C. s. italica* CAVAZZA, 1912 (= *C. s. debauxi* Dal Piaz, 1924) occurs in Italy and *C. s. balcanica* (page 379) in southwestern and southern Yugoslavia, southern Bulgaria, Greece, European Turkey and probably farther to the east, in Minor Asia.

Specimens from Russia average in condylobasal length less than 16.5 mm and range from 15.4 mm to 17.2 mm (OGNEV, 1928), from Poland average  $\bar{x} = 16.4$  mm, and range from 15.4 to 17.3 mm,  $n = 31$  (HUMINSKI and WOJCIK-MIGALA, 1967). Similar to specimens from Russia and Poland are also specimens from Ukraine ( $\bar{x} = 16.7$  mm, 16.3–17.0 mm,  $n = 10$ ). These specimens belong to the Russian subspecies *C. s. suaveolens* Pallas, 1811, for which the type locality is Crimea, in southern Russia. According to HUMINSKI and WOJCIK-MIGALA (1967) the typical subspecies extends to Poland as well as to Slovakia (Fig. 1).

In breadth of brain case (skull width) specimens from southern Bulgaria ( $\bar{x} = 8.3$  mm, 8.9–9.0 mm,  $n = 22$ , MARKOV, 1957; 8.4 mm, 8.0–8.8 mm,  $n = 15$ , MARKOV, 1964), from southern Yugoslavia ( $\bar{x} = 8.3$  mm, 8.1–8.5 mm,  $n = 6$ , FELTEN and STORCH, 1965), from Dalmatia ( $\bar{x} = 8.5$  mm, 8.4–8.5 mm,  $n = 3$ , FELTEN and STORCH, 1965), average and range similar to specimens from Greece (Table 1 and 2). Also specimens from Istanbul and Izmir, Turkey average and range ( $\bar{x} = 8.5$  mm, 8.4–8.6 mm,  $n = 10$ , OSBORN, 1965) similar to the mentioned specimens from the Balkan Peninsula. Three specimens from Izmir, Turkey have a width of skull of



8.4, 8.5 and 8.5 mm (OSBORN, 1965) which support the fact that in size they are more related to the southern Balkan specimens than to the small size specimens of *C. s. portali* which is distributed in Israel.

In palate breadth specimens from Greece range from 5.2 to 6.1 mm, while specimens from Kryonerion average 5.7 mm, n = 22 (Table 1 and 2). Specimens from Istanbul and Izmir, Turkey average and range ( $\bar{x}$  = 5.6 mm, 5.4–5.9 mm, n = 10, OSBORN, 1965) similar to specimens from Greece. Although the subspeciation of the specimens from Turkey is not known, the large size of the specimens from Istanbul and Izmir, Turkey according to measurements of OSBORN (CBL  $\bar{x}$  = 17.4 mm, 16.7–18.4 mm, n = 10) however supports the fact that these specimens do not belong to the smaller sized subspecies *C. s. portali* which is known from Israel.

The measurements of the Greatest skull length (GSL), Palate length (PL), length of upper tooththrow 1 and 2 (LT-1 & LT-2), Interorbital constriction (IC), length of mandible (LM), length of lower tooththrow (LT) and the Preorbital width (PRW) of the examined specimens from Greece are given in Table 1 and 2.

In the majority of the examined specimens the first premolar is equal to the anterior cusp of the second premolar. The twenty of the twenty six specimens from Kryonerion fall in this case (76.5%), while the first premolar is lower in four instances (15.3%) and it is higher only in two instances (7.7%). In the relatively young specimens with less worn teeth and small condylobasal length the tip of the first premolar is equal to the anterior cusp of the second premolar, while in the oldest specimens, with much worn teeth and large condylobasal length, the first premolar is lower than the anterior cusp of the second premolar. This is in agreement with the fact that in general in *Crocidura suaveolens* the first premolar is equal to the anterior cusp of the second premolar, while with the age the first premolar is worn faster in such a way that the older specimens have a shorter first premolar in comparison to the anterior tip of the second premolar (NIETHAMMER, 1962). However MARKOV (1957) has found in specimens from Bulgaria which according to him belong to *C. s. mimula*, that none of them have the first premolar higher than the anterior cusp of the second premolar, while specimens which belong to *C. s. antipae* have the above described morphology of the teeth in a ratio of 76%. NIETHAMMER (1962) has found a percentage 27.3% for specimens from Corfu in which were included relatively young specimens with little or medium worn teeth and none with much worn teeth. OGNEV (1928) has observed in *C. s. suaveolens* that the ratio in which the first premolar is higher than the anterior tip of the second premolar is the highest 50% and in *C. s. iliensis* reach the 70%. Also according to HUMINSKI and WOJCIK-MIGALA (1967) in specimens of the nominal subspecies from Poland more frequently the first premolar is higher. According to OGNEV (1928) the height of the first premolar in relation to the anterior cusp of the second premolar is subject to a great variation and tends to be of little use as reliable diagnostic feature. According to OGNEV (1928) a definite type of tooth-length ratio is not dependent on locality and the ratio is not related to either sex or age. It is a character with wide individual variation.

**Key to the identification of the subspecies *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 in central and southeastern Europe**

1. Skull relatively small, condylobasal length 15.4–17.4 mm averaging less than 16.6 mm . . . . . 2
2. Tail very short, 25.5–37.0 mm averaging less than 33 mm . . . . . *C. s. suaveolens* Pallas, 1811
2. Tail longer, 30.0–38.0 mm averaging more than 33 mm . . . . . *C. s. mimula* Miller, 1901

Table 1  
Body and skull measurements of specimens of *C. s. balcanica* form Kryonerinon, Attica

No ZIUP	Sex	Date	HBT <sup>1</sup>	HBL	TL	HF	EL	W	GSL	CBL	PL	PB	BB	UT-1	UT-2	IC	LM	LT	PRW
1127	♀	5.4.62	111	66	45	11	8	8.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1555	♀	9.3.63	—	—	—	—	—	—	18.1	17.0	6.9	5.7	8.3	7.5	6.8	4.0	8.3	7.1	3.1
1563	♀	10.3.63	100	53	47	12	7	7.0	18.0	17.0	7.8	5.7	8.2	7.8	6.9	3.8	8.1	7.2	3.2
1564	♀	10.3.63	110	64	46	12	8	8.0	18.9	17.7	7.6	5.7	8.5	7.6	7.3	3.9	9.1	7.3	3.2
1576	♀	11.3.63	113	63	50	12	7	7.9	18.3	18.0	7.7	5.8	8.6	7.5	7.2	4.2	9.1	7.0	—
1577	♀	12.3.63	105	61	44	12	7	7.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1593	♀	13.3.63	109	71	38	11	8	7.3	—	—	7.9	5.6	8.2	7.7	7.0	4.0	8.7	7.2	3.1
1594	♀	13.3.63	108	70	38	11	8	5.5	17.0	16.5	7.2	5.2	7.9	7.3	6.9	3.8	8.3	6.7	3.0
1624	♀	19.3.63	100	64	36	11	7	7.7	17.1	16.6	6.7	5.0	8.0	7.3	7.0	3.6	7.6	6.9	3.0
1625	♀	19.3.63	100	59	41	11	7	7.5	17.8	16.7	7.0	5.7	8.2	7.8	7.3	3.9	8.4	7.2	3.0
2820	♀	2.12.64	97	61	36	10	6	5.7	—	—	7.1	5.5	—	—	—	4.1	7.9	6.9	3.1
2821	♀	2.12.64	105	66	39	11	6	7.0	18.0	17.2	7.3	5.6	8.2	7.2	—	—	8.8	6.7	3.1
2822	♀	2.12.64	101	63	38	11	7	6.4	17.7	16.8	7.5	5.7	8.6	8.0	7.3	4.0	8.5	7.3	3.1
2823	♀	2.12.64	110	65	45	12	6	6.5	18.2	17.5	7.6	5.7	8.5	7.8	—	4.0	9.4	7.2	3.2
2827	♀	7.12.64	103	63	40	11	9	5.5	17.6	16.7	7.4	5.6	—	7.5	6.7	3.8	8.2	7.2	3.2
2828	♀	7.12.64	95	58	37	11	7	5.4	17.6	16.9	7.5	5.5	8.0	7.6	7.2	3.8	7.9	7.2	3.1
2908	♀	2.3.65	110	54	46	13	7	8.2	—	—	7.7	6.0	8.5	7.8	7.5	4.2	9.0	7.2	3.2
2909	♀	2.3.65	104	59	45	13	7	7.8	18.0	17.2	7.6	5.7	8.4	7.4	7.1	3.9	8.1	7.1	3.2
2931	♀	3.3.65	125	74	51	12	10	7.8	18.6	17.8	7.8	5.7	8.3	7.9	7.4	4.1	8.6	7.5	3.1
2945	♀	5.3.65	109	64	45	12	9	7.5	—	—	7.4	5.7	—	7.7	7.2	4.0	8.5	7.3	3.1
2973	♀	10.3.65	117	75	42	11	7	6.7	17.9	17.3	7.2	6.0	8.2	7.7	7.4	4.0	8.3	7.2	3.2
2982	♀	12.4.65	105	60	45	12	9	7.2	18.4	17.8	7.7	5.6	8.3	7.8	7.3	3.9	8.6	7.2	3.1
2983	♀	12.4.65	98	56	42	12	9	9.5	18.4	17.7	7.4	6.1	8.0	7.7	—	4.1	9.6	7.2	3.1
2984	♀	12.4.65	90	49	41	11	9	5.8	17.3	16.6	6.9	5.5	7.9	7.3	6.8	3.8	8.5	7.0	3.1

<sup>1</sup> See text on Page 373 for explanation of the abbreviations.

- 1. Skull relatively large, condylobasal length up to 18.5 mm and averaging more than 16.9 mm . . . . . 3
- 3. Tail unicolor and only very seldom, obscurely bicolor. Feet with dark clouding . . . . . *C. s. italica* Cavazza, 1912
- 3. Tail bicolor and only very seldom obscurely unicolor. Feet whitish . . . . . *C. s. balcanica* n. subsp.

*Crocidura suaveolens balcanica* new subspecies

Type: Female, adult skin und skull; No 2821 ZLUP; from 1 klm west of Kryonerion, Attica, Greece; obtained on December 2, 1964, by J. C. Ondrias.

Geographical distribution: Greece, southern Yugoslavia, Dalmatia, very probably Albania, extreme southern part of Strymon valley in southwestern Bulgaria and the most southern part of southeastern Bulgaria, European Turkey and probably Asiatic Turkey.

Diagnosis: Upper parts, hair brown, ranging from olive brown to dark olive, individual hairs slate grey at the proximal part, brownish at the distal part with increasing intensity of brownness toward their tips. The under parts ash grey, due to the ash grey colour of the tips of the hairs, which is superimposed on the slate grey coloration of their bases; feet drab to smoke grey; tail bicolor dark olive brown above, light grey below.

Comparisons: *C. s. balcanica* differs from specimens of *C. s. mimula* MILLER, 1903, the subspecies geographically adjacent to the north, as follows: size of skull larger (condylobasal length up to 18.2 mm instead of 17.3 mm), length of tail averaging more than 38 mm instead of less than 33 mm, upper parts lighter and greyish instead of dark brown, under parts lighter and whiter. The subspecies *C. s. balcanica* differs

Table 2

Body and skull measurements of *C. s. balcanica* from Greece

	Kryonerion, Attica			Chrysoupolis and Comotini, Thrace			Olympia Peloponnesus
	Mean	Range	n	Mean	Range	n	n=1
1. (TBT) <sup>1</sup>	106.1	95.0—125.0	23	110.0	103.0—117.0	4	94.0
2. (HBL)	63.0	53.0—75.0	23	63.7	59.0—70.0	4	55.0
3. (TL)	42.5	36.0—51.0	24	46.2	38.0—58.0	4	39.0
4. (HF)	11.5	11.0—13.0	24	12.5	12.0—13.0	4	11.0
5. (EL)	7.6	6.0—10.0	24	7.2	7.0—8.0	4	8.0
6. (W)	7.1	5.4—9.5	24	9.5	9.0—11.0	4	5.0
7. (GSL)	17.9	17.0—18.9	18	18.1	17.5—18.9	4	—
8. (CBL)	17.1	16.5—18.0	18	17.5	17.2—18.0	4	—
9. (PL)	7.4	6.7—7.9	18	7.4	7.2—7.6	4	7.0
10. (PB)	5.7	5.2—6.1	22	5.6	5.4—5.9	4	5.6
11. (BB)	8.2	7.9—8.6	19	8.4	8.2—8.5	4	—
12. (UT-1)	7.6	7.2—8.0	21	7.6	7.2—8.1	4	8.0
13. (UT-2)	7.1	6.7—7.5	18	7.0	6.8—7.3	3	7.2
14. (IC)	3.9	3.6—4.2	22	4.0	3.8—4.2	4	3.8
15. (LM)	8.5	7.6—9.5	22	8.7	8.6—8.9	4	7.9
16. (LT)	7.1	6.7—7.5	22	7.0	6.2—7.5	3	—
17. (PRW)	3.1	3.0—3.2	22	3.1	3.0—3.2	4	3.2

<sup>1</sup> See text on page 373 for explanation of the abbreviations.

from specimens of *C. s. italica* (= *C. s. debauxi*) geographically disjacent to the west as follows: upper parts averaging grey brown instead of dark brown, under parts light grey instead of darker grey, tail bicolor or obscurely bicolor instead of unicolor; feet greyer and whiter instead of dark brownish.

Measurements: see Table 1 and 2.

Remarks: *C. s. balcanica* is characterized by the combination of large size, light brown colour on the upper parts and light grey on the under parts, by the bicolor coloration of the tail.

Intergradation between *C. s. balcanica* and *C. s. mimula* occurs in Sarajevo, Bosnia and probably farther to the south in Yugoslavia and the southern part of Bulgaria, from which places some specimens are smaller in skull length and have shorter the tail length.

Specimens from the Balkan Peninsula, which were assigned to *C. s. italica* (= *C. s. debauxi*) by NIETHAMMER (1963) and WITTE (1964) are assigned to *C. s. balcanica* on the basis of relatively lighter upper and under parts as well as on the slightly bicolor tails.

Specimens examined (Fig. 1): A total of ninety two. *C. s. balcanica*: 1. two specimens SMF and ZLUP from Olympia, Elis; 2. one specimen ZLUP from Varda, Elis; 3. one specimen SMF from Kavassila, Elis, Peloponnesus; 4. twenty four specimens ZLUP from Kryonerion, Attica; 5. three specimens JNB from Kanali, Corfu; 6. three specimens JNB from Kanoni, Corfu; 7. one specimen JNB from Agios Onuphrios, Corfu; 8. one specimen ZLUP from Chrysoupolis and 9. three specimens ZLUP from Komotini, Thrace, Greece; 10. six specimens SMF from Ohrid Lake southern Yugoslavia; 11. two specimens MAKB from Obla Valley, Dubrovnik; 12. one specimen MAKB from Sarajevo, Bosnia; 13. two specimens SMF from Biograd and Polienik, Dalmatia; 14. one specimen SMF from Zadar, Dalmatia. *C. s. mimula* MILLER, 1901: 15. one specimen SMF from Medveja, Istria; 16. four specimens JNB from Rovinij, Istria; 17. one specimen JNB from Meran, South Tirol, Italy; 18. one specimen SMF Porlezza, Como, Italy. *C. s. italica* Cavazza, 1912: 19. three specimens SMF from Calliano, Trento; 20. twenty eight specimens JNB from Viareggio, Toscana; 21. one specimen MAKB from Peschici, Gargano; 22. one specimen MAKB from Ischitella, Gargano and 23. one specimen MAKB from Javoliere di Puglia.

### Summary

A new subspecies of *Crocidura suaveolens* from Kryonerion, Attica, Greece is described and its geographical distribution in the Balkan Peninsula is determined. The new subspecies is compared with *C. s. suaveolens*, *C. s. mimula* and also with *C. s. italica*. The intraspecific variation of the body and skull measurements as well as of the coloration of the pelage are discussed.

### Zusammenfassung

Eine neue Unterart von *Crocidura suaveolens* von Kryonerion (Attica, Griechenland) und ihre geographische Verbreitung auf dem Balkan werden beschrieben. Die neue Unterart wird verglichen mit *C. s. suaveolens*, *C. s. mimula* und *C. s. italica*. Die intraspezifische Variation von Körper- und Schädelmaßen sowie der Fellfärbung wird diskutiert.

### Literature

- ATHANASSOV, N., und PESCHEV, Z. (1963): Die Säugetiere Bulgariens. Säugetierk. Mitt. München 12, 101—112.  
 BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. zoll. Beitr. 11, 141—344.

- CAVAZZA, F. (1912): Ricerche intorno alle specie italiane del genere *Crocidura*. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino 27, 1—16.
- CHAWORTH-MUSTERS, J. L. (1932): A contribution to our knowledge of the Mammals of Macedonia and Thessaly. Ann. Mag. Nat. Hist. London 9, 10, 166—171.
- DULIC, B. (1961): New data concerning mammals of Istria. Bull. Sci. Zagreb 6, 11—14.
- (1962): Contribution à l'étude des petits mammifères dans le Karst d'Istrie. Jugosl. Akad. Znanosti Umjetnosti 3 Zagreb, 71—88.
- ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Brit. Mus. Nat. Hist. London.
- FELTEN, H., and STORCH, G. (1965): Insektenfresser und Nagetiere aus N-Griechenland und Jugoslawien (Mammalia: Insectivora und Rodentia). Senck. biol. Frankfurt a. M. 46, 5, 341—367.
- HUMINSKI, S., and WOJCIK-MIGALA (1967): Note on *Crocidura suaveolens* from Poland. Acta Theriologica Bialowieza 12, 168—171.
- KAHMANN, H. (1920): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Bayern. Natur. Ges. Augsburg, 147—170.
- (1964): Contribution à l'étude des mammifères du Péloponèse. Mammalia, Paris 28, 110—136.
- KAHMANN, H., and EIRLECHNER, J. (1959): Bionomische Untersuchung an der Spitzmaus (*Crocidura*) der Insel Sardinien. Zool. Anz., Leipzig 162, 63—83.
- LEHMANN, E. v. (1963): Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein. Jahrbuch Hist. Ver. Fürstentum Liechtenstein, 159—362.
- MALEC, F., and STORCH, G. (1968): Insektenfresser und Nagetiere aus dem Trentino, Italien (Mammalia: Insectivora und Rodentia). Senckenbergiana biol. Frankfurt a. M. 49, 89—98.
- MARKOV, G. (1957): Die insektenfressenden Säugetiere in Bulgarien. Bulg. Akad. Wiss. Sofia.
- (1962): Ökologisch-faunistische Untersuchungen der Insectivora und Rodentia in den Gebieten von Petric und Goce Delcev (Südwestbulgarien). Bulg. Acad. Sci. Zool. Inst. Mus. 5—30.
- (1964): Insektenfressende Säugetiere und Nagetiere in Thrakien (Südbulgarien). Bulg. Acad. Sci. Zool. Inst. Mus. 19—53.
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. Nat. Hist. 1—1019.
- NIETHAMMER, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. Bonn. zool. Beitr., 1—49.
- OGNEV, S. I. (1928, 1962): The mammals of eastern Europe and northern Asia, vol 1, Insectivora and Chiroptera. Israel Programm for Sci. Translations, Jerusalem.
- ONDRIAS, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. Säugetierk. Mitt. München 13, 3, 109 bis 127.
- (1969): Some observations on *Crocidura leucodon* HERMANN, 1780 (Insectivora, Mammalia) from the mainland of Greece. Biologia Gallo-Hellenica 2, 1, 45—48.
- (1969): Die Groß-Spitzmaus, *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, der Ägäischen Insel Lesbos. Zeit. Säugetierk. Hamburg, 353—358.
- OSBORN, J. D. (1965): Hedgehogs and shrews of Turkey. Proc. U.S. Nat. Mus. Washington 117, 553—566.
- PEUS, F. (1958): Flöhe aus dem Mittelmeergebiet (Ins. Siphonapt.). II. Griechenland. Mitt. Zool. Mus. Berlin 34, 135—171.
- RICHTER, H. (1953): Zur Kenntnis mittelsächsischer Soriciden. Zeit. Säugetierk. Berlin 18, 171 bis 181.
- (1966): Eine Serie *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) (Mammalia, Insectivora) von der griechischen Insel Samos. Beaufortia, Amsterdam 13, 109—115.
- VASILIU, G., and SOVA, C. (1968): Fauna Vertebratica Romaniae. Museul Judetean Bacău, part II a.
- WITTE, G. (1964): Zur Systematic der Insektenfresser des Monte-Gargano-Gebietes (Italien). Bonn. zool. Beitr. 1—35.
- (1965): Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente. Bonn. Zool. Beitr. 16, 165—248.

*Author's address:* Prof. Dr. JOHN C. ONDRIAS, Zoological Laboratory, University of Patras, Patras, Greece

## Dr. phil. Arthur Georgi †

Am 15. November 1970 verstarb plötzlich und unerwartet in Hamburg der Seniorchef des Verlagshauses Paul Parey, Herr Dr. ARTHUR GEORGI. Er hatte dem Verlag seit 1930 als Teilhaber angehört.

Nach Vernichtung der Verlagsbestände durch Kriegseinwirkung hat Dr. A. GEORGI zusammen mit seinem Onkel, RUDOLF GEORGI, und seinem Vetter, Dr. h. c. FRIEDRICH GEORGI, den Verlag in Berlin und Hamburg wieder aufgebaut, wobei er die Geschäfts-



Photo: Rosemarie Clausen

leitung vor allem des Hamburger Hauses übernahm und den Verlag zu seinem heutigen Ansehen führte. Neben den stets gepflegten Fachgebieten (Agrarwesen, Forstwesen, Jagd, Fischerei, Veterinärwissenschaften) wurden neue Gebiete aufgenommen. Dr. GEORGI war mit bestem Erfolg bemüht, die Tätigkeit des Verlages stark nach der allgemeinen Biologie und Zoologie hin auszuweiten. Besonderer Nachdruck lag auf der Förderung der Mammologie, der Ornithologie und der Ethologie. Im Rahmen dieser Neuorientierung übernahm der Verlag Paul Parey nach längeren Verhandlungen auch die „Zeitschrift für Säugetierkunde“, die seit 1961 (Bd. 26) in modernisierter Gestalt im Hamburger Verlagshaus Paul Parey erscheint. Der starke persönliche Anteil von ARTHUR GEORGI an der Neugestaltung und Förderung ist für unsere Zeitschrift von großem Nutzen gewesen und hat wesentlich zu ihrem Aufschwung beigetragen. Mit größter Dankbarkeit denken die Herausgeber an diese stets erfreuliche und großzügige Zusammenarbeit, die auch der Deutschen Ge-

sellschaft für Säugetierkunde zugute gekommen ist.

ARTHUR GEORGI war 1902 in Berlin als Sohn des Verlagsbuchhändlers Dr. ARTHUR GEORGI geboren worden. Nach dem Studium der Geschichte, Jura und Nationalökonomie in Berlin, München und Leipzig promovierte er 1925 zum Dr. phil. mit einer Arbeit zur Geschichte des Berliner Buchhandels. Nach buchhändlerischer Lehrzeit im eigenen Hause und bei B. G. TEUBNER und nach längeren Studienreisen in England und USA trat er in die väterliche Firma ein.

Dr. GEORGI war seit 1930 in zahlreichen Ehrenämtern tätig, wurde aber 1941 aus allen Ehrenämtern entfernt. Nach dem Kriege ist es nicht zuletzt sein Verdienst, den Börsenverein des Deutschen Buchhandels als zentrale berufsständische Organisation neu gestaltet zu haben. Von 1953 bis 1956 war er Vorsteher des Börsenvereins und hat in dieser Eigenschaft den Ausbau der Frankfurter Buchmesse zu einer internationalen Veranstaltung und die Einrichtung des Friedenspreises des Deutschen Buchhandels (MARTIN BUBER, C. J. BURCKHARDT, HERMANN HESSE, REINHOLD SCHNEIDER) durchgesetzt. Um die Wiedereinführung des deutschen Buchhandels in die internatio-

nale Arbeit hat er sich durch seine Tätigkeit in der Internationalen Verleger-Union bedeutende Verdienste erworben. Nicht zuletzt sei auf seine intensive Mitarbeit an allen Fragen des Urheberrechtes und seiner Neugestaltung hingewiesen. Zahlreiche Ehrungen wurden ihm zuteil (Großes Verdienstkreuz des Verdienstordens der Bundesrepublik 1957).

Der deutsche Buchhandel und das Verlagswesen verlieren mit Dr. ARTHUR GEORGI eine überragende Persönlichkeit. Er besaß außergewöhnliche organisatorische Fähigkeiten, wußte seine Initiative und Tatkraft am richtigen Ort einzusetzen und das für richtig Erkannte mit Energie zu erreichen. Man würde seiner Persönlichkeit aber nicht gerecht werden, wenn man nicht auch des vielseitig gebildeten und für alle kulturellen Dinge aufgeschlossenen Mannes und des zuverlässigen und aufrichtigen Freundes gedenken würde. Ehre seinem Andenken.

D. STARCK

## SCHRIFTENSCHAU

HOFMANN, R.: **Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion.** Beiheft 10 zum „Zentralblatt für Veterinärmedizin“. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg 1969. 180 S., 136 Abb. (382 Einzelbilder), 17 Tab. Kart. 42,— DM, für Bezieher der Zeitschrift 37,80 DM.

Der Verfasser ist Professor für Veterinäranatomie am University College in Nairobi. So ist es verständlich, daß er neben drei Haustierarten auch 22 in Ostafrika wildlebende Wiederkäuerarten bzw. -unterarten untersuchen konnte. Da er einen Teil derselben stehend fixierte, war es ihm möglich, drei Körperhaltungstypen zu ermitteln, bei denen zwar die topographischen Verhältnisse in der Bauchhöhle sich unterscheiden, die aber keinen allzugroßen Einfluß auf Form und Funktion des Magens haben. Ausführliche Angaben macht HOFMANN über die Größe der Magenabschnitte und über ihre makroskopische und mikroskopische Anatomie. Zum Verständnis dieses Teiles der Arbeit tragen besonders die zahlreichen und sehr klaren Abbildungen bei. In Form ausführlicher Tabellen sind die Ergebnisse der Messungen der einzelnen Abschnitte und deren Innenstrukturen wiedergegeben.

Trotz des zugrundeliegenden einheitlichen Bauprinzipes erlauben die morphologischen Befunde, zwei „Ernährungstypen“ voneinander zu trennen, zwischen denen Übergangsformen auftreten. Der Verfasser spricht von „Rauhfutterfressern“ und „Weichfutter-Selektierern“. Der erstgenannte Typ zeichnet sich u. a. durch einen relativ großen Pansen aus, der durch kräftige Pfeiler, die nicht mit Zotten besetzt sind, unterteilt wird. Auch dorsal ist dieser Pansen zottenfrei. Die „Weichfutter-Selektierer“ weisen einen gleichmäßig mit Zotten ausgekleideten, relativ kleinen Pansen auf. Die Zotten selbst sind schwächer ausgebildet als bei den „Rauhfutterfressern“. HOFMANN sieht in der Netzmagenrinne ein „Leitrohr für kleine, kontinuierlich ablaufende Mengen, insbesondere beim Zwischenabschlucken im Wiederkauakt“. Bei großen Mengen dient die Rinne als „Überlauf-Vorrichtung“. Dem Psalter spricht er wegen der dafür ungeeigneten Blattstruktur eine Zerkleinerungsfunktion weitgehend ab.

Diese Veröffentlichung HOFMANNs verdient wegen ihrer Ausführlichkeit und der Sorgfalt, mit der das Material untersucht wurde, von jedem, der an vergleichend-anatomischen Fragen des Verdauungstraktes interessiert ist, gelesen zu werden.

P. LANGER, Kiel

UCKO, PETER J., and DIMBLEBY, G. W. (Edit): **The domestication and exploitation of plants and animals.** Proceedings of a meeting of the Research Seminar in Archaeology and Related Subjects held at the Institute of Archaeology, London University. Gerald Dockworth & Co, London 1969. 581 S., 7 guineas.

Seit dem Internationalen Symposium zur Domestikation und Frühgeschichte der Haustiere 1961 in Kiel haben weitere solcher Veranstaltungen in verschiedenen Teilen der Welt stattgefunden, die das Wissen über diesen Fragenkreis unter verschiedenen Gesichtspunkten gefördert haben. Im Mai 1968 fand in London ein Symposium statt, bei dem eine große Anzahl von Forschern vorwiegend aus dem englischen Sprachbereich Fragen der Domestikation und Verwertung von Pflanzen und Tieren erörterten. Probleme des Domestikationsbeginns wurden vor dem Hintergrund der Umwelt nachgezeichnet und von dem Nutzungsverfahren her beleuchtet. Für den Zoologen sind die Beiträge von FLANNERY über Beginn und ökologische Bedeutung früher Domestikationen im Iran und dem Nahen Osten sowie von JEWELL über Wildsäuger und die Möglichkeiten neuer Domestikationen von besonderem Interesse. Im 2. Teil der Vorträge steht die Untersuchungsmethodik im Vordergrund. In der Abteilung über Tiere behandelt BERRY Fragen der genetischen Folgen der Domestikation von Tieren, BÖKÖNYI Probleme der Bestimmung von frühen Haustieren, CHAPLIN den Einsatz nicht-morphologischer Methoden bei der Bestimmung von Haustierarten in prähistorischen Siedlungen, CRANSTONE ethnographische Probleme der Tierzucht, DUCOS Erkenntnisse über die ältesten Domestikationen in Palästina, GRIGSON die Unterscheidung von Knochen des Auerochsen und von Hausrindern, PAYNE Fragen der Unterscheidbarkeit von Schaf- und Ziegenknochen, SMITH Domestikation und Tierzucht im dynastischen Ägypten. Der 3. Teil bringt neuere Einsichten über regionale Probleme der Domestikation. Hier bespricht u. a. ALLCHIN die ersten Domestikationen in Indien und Pakistan, CLUTTON-BROCK die Raubtierreste von Jericho, wobei interessante Daten zur Domestikation des Wolfes erörtert werden, HODGSON weist auf Schwierigkeiten bei der Ausdeutung von Rinderknochen in römischen Siedlungen hin, REED gibt eine bemerkenswerte Zusammenstellung über die Folge der Domestikation von Tieren im Nahen Osten, welche die Lücken in unserem Wissen höchst anschaulich macht, TRINGHAM berichtet über die Domestikation von Tieren in neolithischen Kulturen des südwestlichen Teils der europäischen UdSSR, WATSON über frühe Haustiere in China. Der 4. Abschnitt führt in Fragen einiger besonderer taxonomischer Gruppen ein; im Teil über Haustiere gibt DROWER Tatsachen und Meinungen zur Domestikation des Pferdes, EVANS zur Verwertung von Mollusken, NOBLE berichtet über den mesopotamischen Onager als Zuchtier, OWEN über die Domestikation von Frettchen und RYDER über den Vlieswandel nach der Domestikation bei Schaf und Rind. Viele interessante Vorträge über Parallelfragen bei Kulturpflanzen erweitern das Bild. Abschließend werden interessante Gesichtspunkte über die menschliche Ernährung und ihren Wandel dargelegt. Insgesamt: Eine sehr bemerkenswerte Wissensquelle, die einen besonderen Einblick in das englischsprachige Schrifttum gibt. W. HERRE, Kiel

## Berichtigung

der Unterschrift zu Abb. 8 und der Überschrift zu Tab. 3 in der Arbeit H. KAHMANN und L. TIEFENBACHER „Über Haarwechsel und Haarkleid des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus“, 1766. Z. Säugetierkunde 35 (1970), H. 2, S. 89–103.

Abb. 8. Gartenschläfer. Haarwechsel bei Schläfern verschiedener Unterart-Zugehörigkeit und Verbreitung in Mittel- und Südeuropa und Nordafrika. Quadrat = Jugendhaarung (juv.) = 1. Haarwechsel, mit dem Zahnwechsel auslaufend. Kreis = weiterer Haarwechsel = Zwischenhaarung (Juv.) und Altershaarungen (ad., Ad.) — + = ♀♀, sonst ♂♂

■ ● *lusitanicus*-Gruppe (*sardus*, *pallidus*): Sardinien, Sizilien

Tabelle 3

Datum = Geburtstag; WS = Winterschlaf; ZW = Zahnwechsel; ? = ohne Tagesdatum; normal gedruckt = unvollkommene oder nicht zuordbare Sublateralhaarung; kursiv gedruckt = Sublateralhaarung; fett gedruckt = Spontanhaarung; (Zahl) = vielleicht nur nachwinterliches Auswachsen des Haares (s. Text)



# MAMMALIA DEPICTA

Eine Schriftenreihe, herausg. von Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE und Prof. Dr. M. RÖHRS

## Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(*Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. B. NIEVERGELT, Zürich. 1966. 85 Seiten mit 40 Abbildungen und 13 Tabellen. Kartoniert 18,— DM

„Dem Verfasser ist es durch eigene Beobachtung und Befragung staatlicher Wildhüter gelungen, ein sehr umfassendes Bild von der Entwicklung der Steinbock-Kolonien in der Schweiz zu gewinnen. Diese hier vorliegende ökologische Studie ist für ähnliche Einbürgerungsversuche von größter Bedeutung.“

*Praxis der Naturwissenschaften*

## Der Blaubock

*Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. ERNA MOHR. 1967. 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

„Mit großer Sorgfalt ist hier alles zusammengetragen und kritisch für ein Lebensbild ausgewertet, was von dem vor 1800 bereits ausgerotteten südafrikanischen Blaubock übriggeblieben ist. Eine sorgfältige und vorzüglich illustrierte Dokumentation.“

*Bonner Zoologische Beiträge*

## Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. By Dr. E. TCHERNOV, Jerusalem. 1968. 152 pp., 130 figures and diagrams, 40 tables. Stiff paper covers 46,— DM

„... ein wichtiger Beitrag zu der rasch fortschreitenden naturwissenschaftlichen Erforschung von Israel. Der gut ausgestattete und reich illustrierte Band gibt nicht nur einen Überblick über die jungpleistozäne Nagerfauna dieses Gebietes, sondern wirft auch ein Licht auf Klima, Paläökologie und Faunengeschichte in diesem Bereich des Nahen Ostens.“

*Universum Natur und Technik*

## Das Sozialverhalten des Rehes

(*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. F. KURT, Zürich. 1968. 102 Seiten mit 30 Abbildungen und 22 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

„Diese Schrift enthält eine ausgezeichnete Beschreibung und umfassende Darstellung des Sozialverhaltens des Rehwildes, die dem Wissenschaftler Anregungen zu weiteren Forschungen und dem Praktiker wertvolle Hinweise für die jagdliche Bewirtschaftung dieser Tierart gibt.“

*Biologisches Zentralblatt*

## Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

(*Diceros bicornis* L.). A Field Study. By Prof. Dr. R. SCHENKEL, Basel, and Dr. LOTTE SCHENKEL-HULLIGER. 1969. 101 pp., 26 figures and 7 tables. Stiff paper covers 28,— DM

„Genaue Kenntnisse des Lebensbildes einer Tierart sind notwendig, um wirkungsvolle Maßnahmen des Artenschutzes anzuwenden, insbesondere wenn es sich, wie hier beim Schwarzen Nashorn, um eine gegenüber menschlichem Einwirken relativ schutzlose Tierart handelt.“

*Natur und Landschaft*

*In Vorbereitung befinden sich:* The Population Dynamics of the Waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus*, Ogilby 1833) in the Sabi-Sand Wildtuins. By H. J. HERBERT. 1971. Appr. 80 pp., 36 figures and 15 tables. Stiff paper covers appr. 28,— DM · The Biology and Behaviour of the Reedbuck (*Redunca arundinum*, Boddaert 1785) in the Krugers National Park. By Dr. H. JUNGUIS. 1971. Appr. 112 pp., 33 figures and 5 tables. Stiff paper covers appr. 28,— DM · Beide Titel erscheinen im Frühjahr 1971. Die Reihe wird fortgesetzt.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*Im März 1971 wird erscheinen:*

# Säugetiere und seltene Vögel in den Nationalparks von Ostafrika

Ein Feldführer für Zoologen und Naturfreunde

Von JOHN G. WILLIAMS

Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Dr. WALBURGA MOELLER, Erlangen,  
unter Mitarbeit von HANS E. WOLTERS, Bonn

1971. Ca. 344 Seiten mit 22 Kartenskizzen und 32 Tafeln, davon 16 farbig. 387 Abbildungen,  
davon 203 farbig, im Text und auf den Tafeln. Taschenformat. Leinen ca. 38,— DM

Dieser Feldführer ist in erster Linie für die von Jahr zu Jahr wachsende Zahl von Besuchern bestimmt, die in Afrika vor allem die einzigartige Tierwelt kennenlernen möchten. JOHN G. WILLIAMS, hervorragender Kenner Ostafrikas und Gründer des East African Wildlife Advisory Service, stellt im ersten Teil des Buches über 60 Nationalparks und Wildschutzgebiete in Kenia, Tansania und Uganda vor, beschreibt die einzelnen Landschaftstypen mit ihren Tierbeständen, gibt Hinweise auf Unterkünfte und günstige Verkehrsverbindungen sowie Lageskizzen der Staaten und Reservate. Jeder Parkbeschreibung ist eine Liste der wichtigsten dort vorkommenden Säugetiere und der selteneren Vögel sowie eine Aufstellung der geläufigeren Vogelwelt beigefügt. Nach diesen Angaben läßt sich aus der Fülle des in Ostafrika Gebotenen leicht eine persönliche Auswahl treffen und die Reise entsprechend planen und durchführen. Das richtige Ansprechen der Tierwelt an Ort und Stelle ermöglichen insbesondere die speziellen Teile des Taschenbuches, das seine Bedeutung somit auch für den Zoologen besitzt.

In dem der Bestimmung der Säugetiere gewidmeten Teil behandelt WILLIAMS in systematischer Folge über 130 größere, auffällige Wildarten. Alle vorkommenden Säugerordnungen werden kurz und prägnant charakterisiert, so daß die systematische Stellung der kleineren, artlich nicht erwähnten Formen auch von interessierten Laien herausgefunden werden kann. Gute Feldmerkmale sowie genaue Angaben des Lebensraumes und der Verbreitung ermöglichen die Unterscheidung selbst der schwerer anzusprechenden Antilopen- und Meerkatzenarten. Die bewußt schlichte, jedermann verständliche Form des Textes macht das Taschenbuch auch für den mit der Systematik weniger Vertrauten nützlich.

Das gilt ebenso für den Bestimmungsteil der Vögel. Neueren Erkenntnissen folgend, bearbeitete HANS E. WOLTERS die systematische Stellung der behandelten selteneren Vogelarten und gab vielen von ihnen erstmalig zu den wissenschaftlichen Bezeichnungen auch deutsche Namen. Diese Vereinfachung beim Kennenlernen von über 200 neuen Arten wird dem Naturfreund sehr willkommen sein. Hinweise auf die verschiedenen Rufe bzw. Gesangstrophen verhelfen bei zahlreichen Vogelarten auch zum akustischen Erkennen.

In über 130 Schwarz-Weiß-Abbildungen und mehr als 200 Farbababbildungen zeichnete RANA FENNESSY fast alle im Text behandelte Säugetiere und Vögel. Nach der bewährten Darstellungsweise von PETERSON sind die Feldmerkmale durch Pfeile hervorgehoben worden, um ein schnelles Bestimmen der Arten schon anhand der Abbildungen zu gewährleisten.

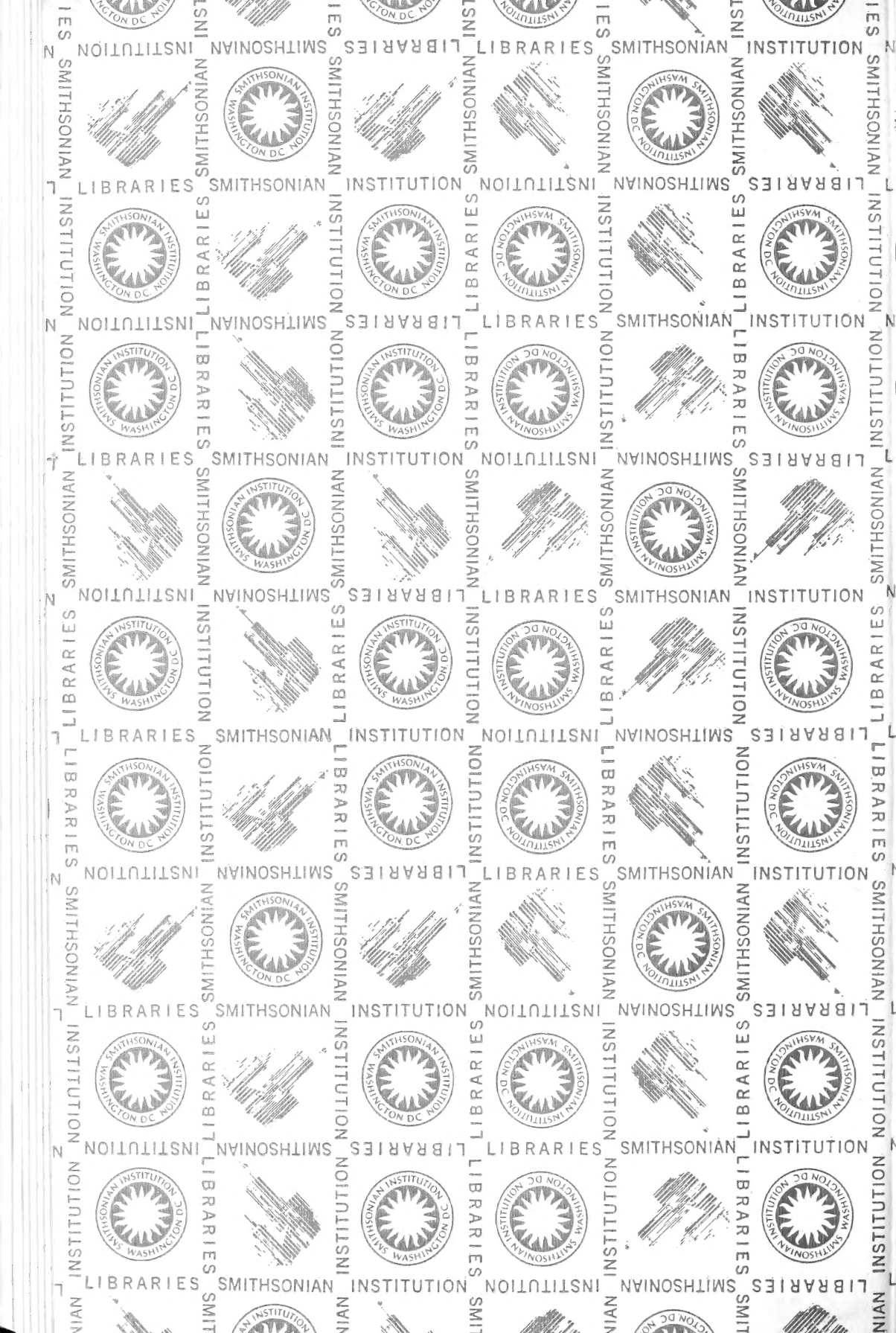
So erschließt das handliche Bestimmungsbuch Touristen wie Zoologen auf praktische Weise den Zugang zu Säugetieren und seltenen Vögeln in den Nationalparks von Ostafrika und trägt als Nachschlagewerk zur Vertiefung und Auswertung der an Ort und Stelle gemachten Beobachtungen bei.

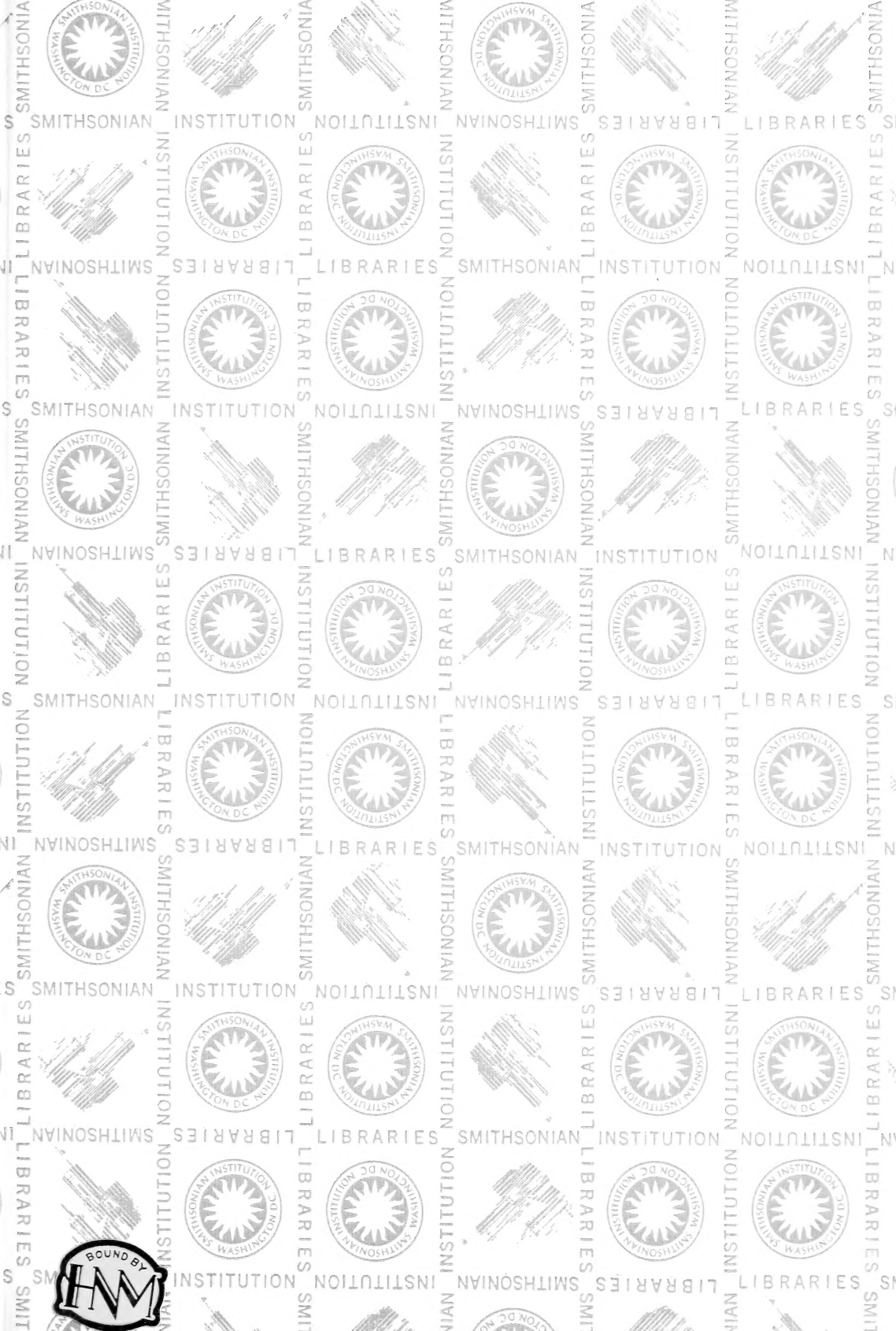
VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00953 0932